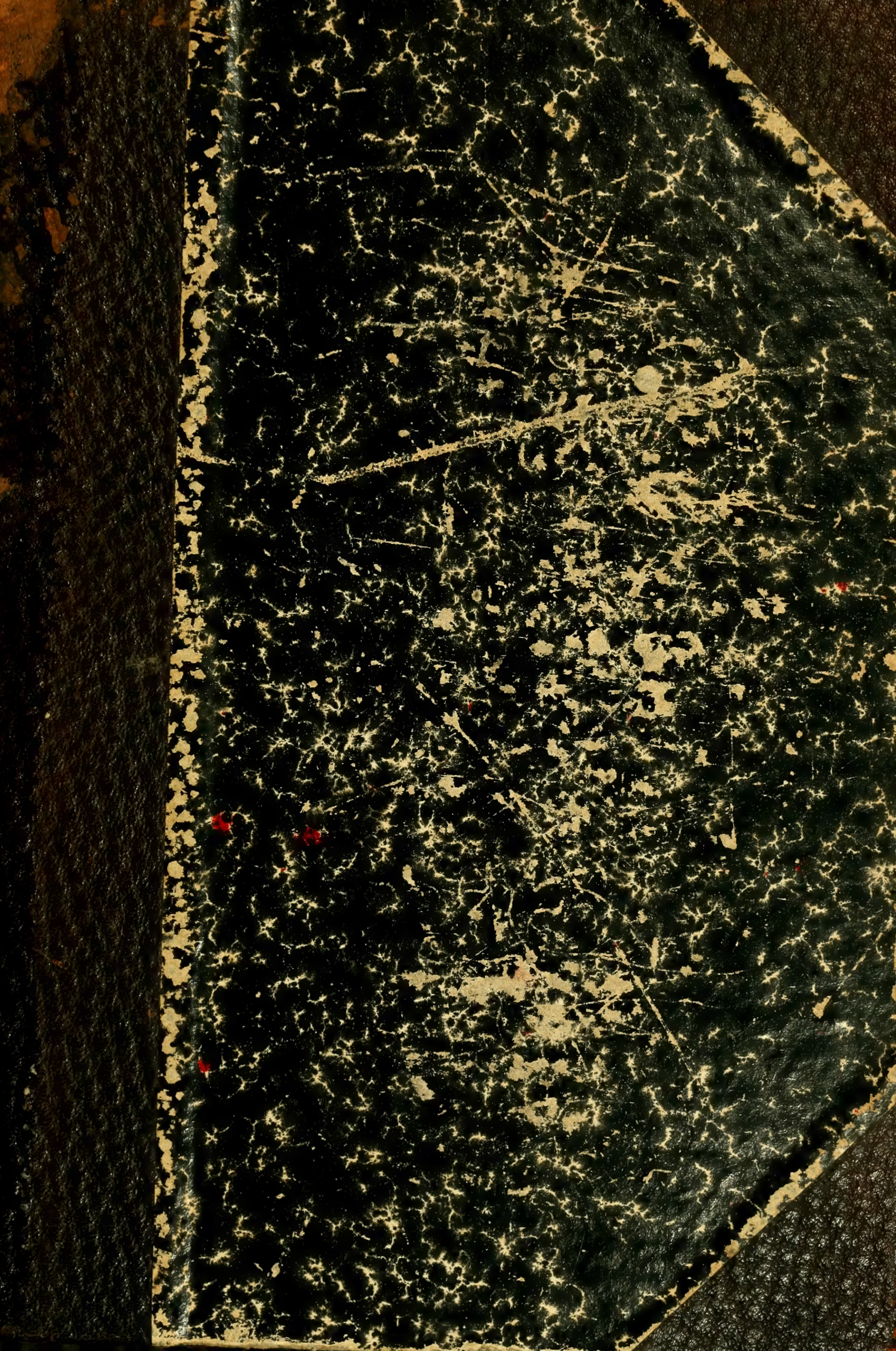
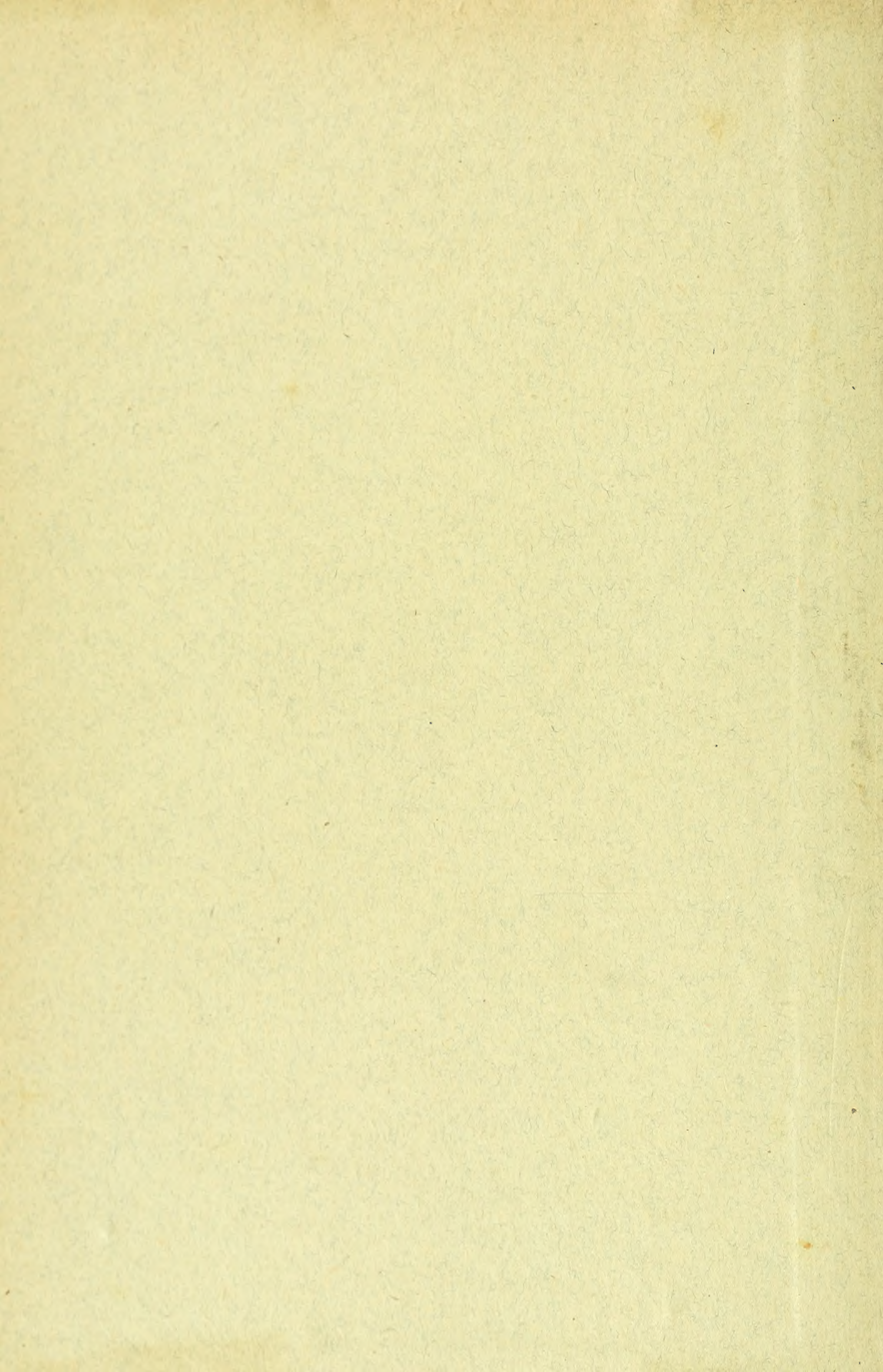
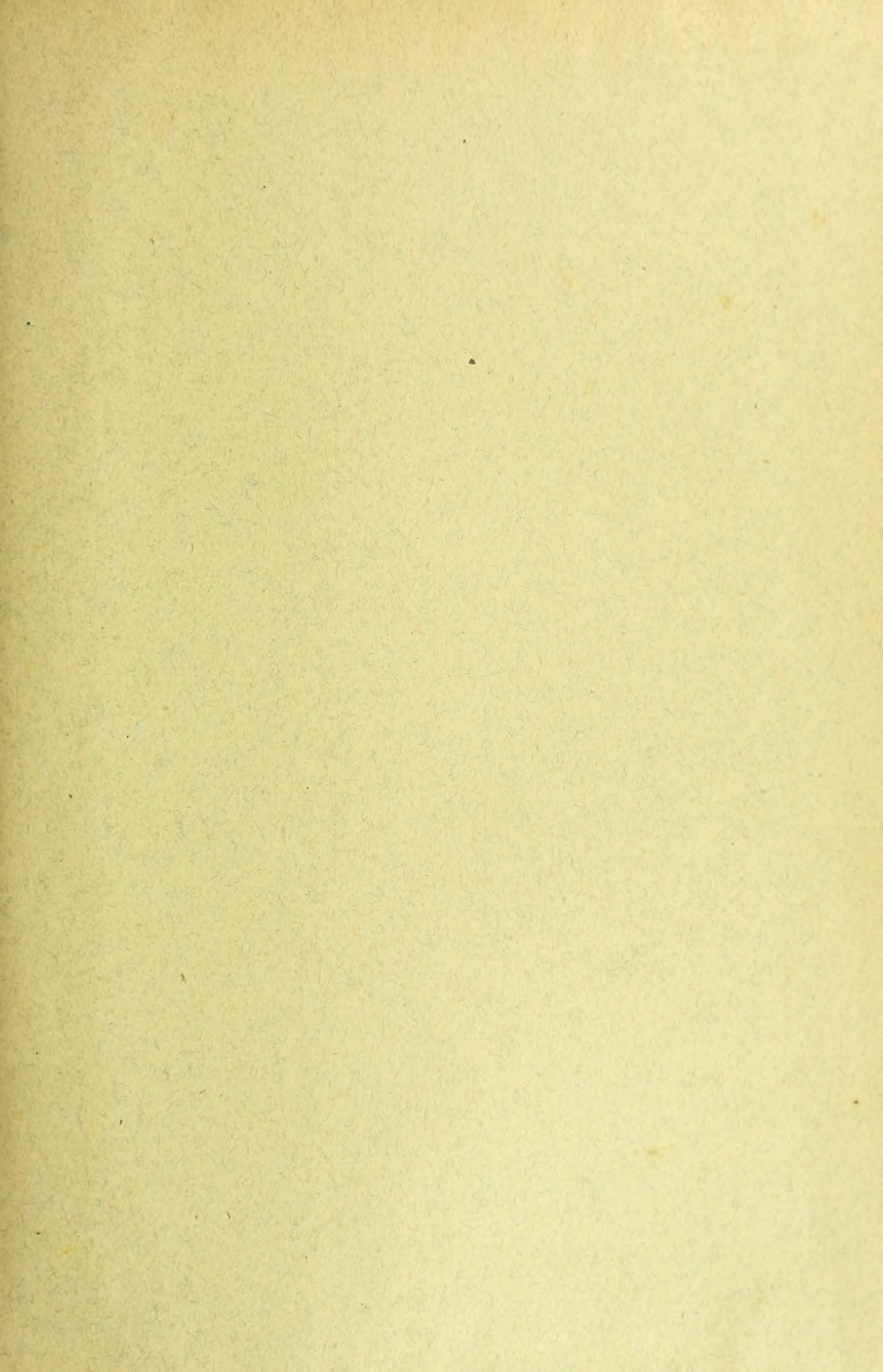
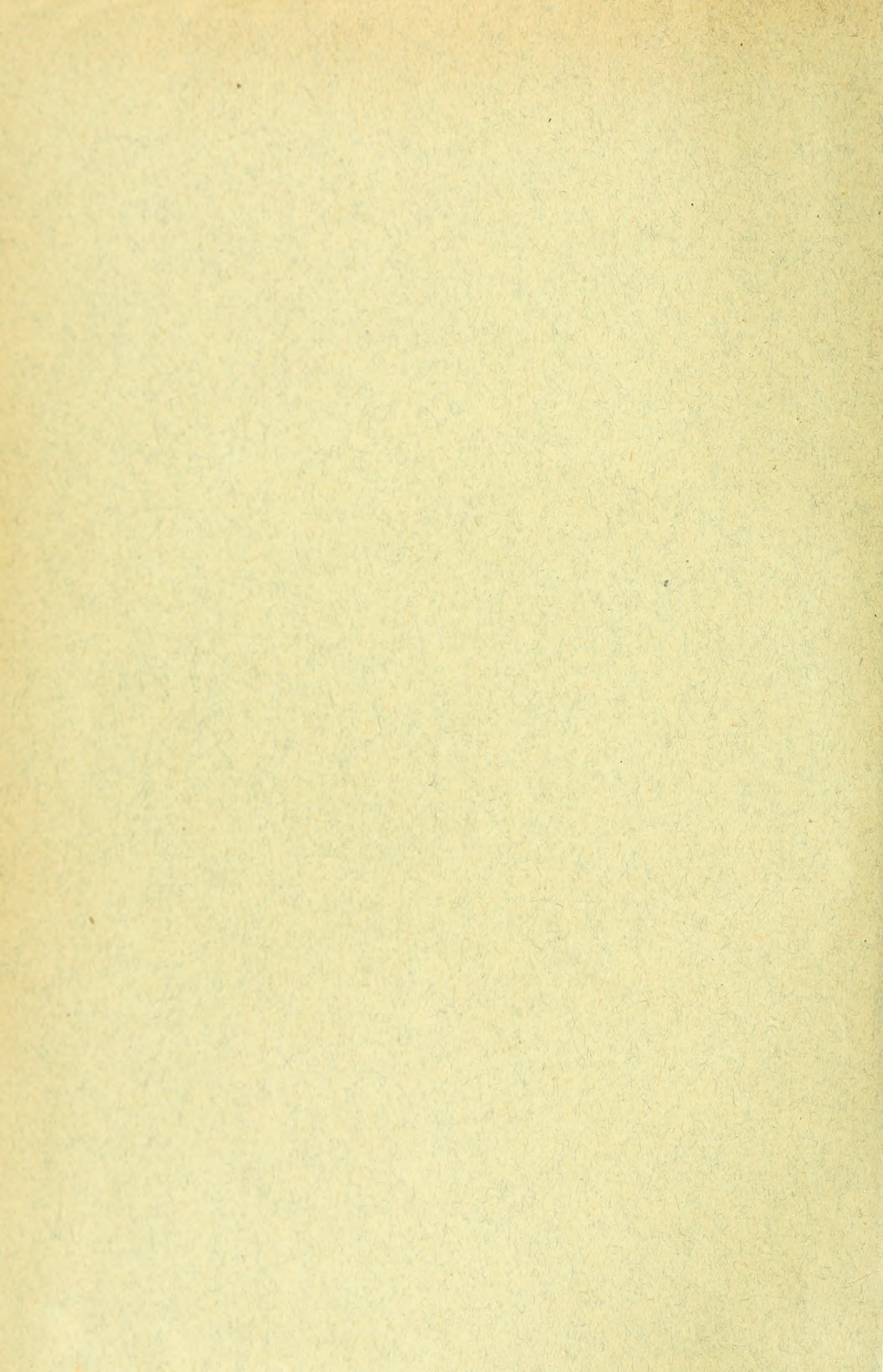
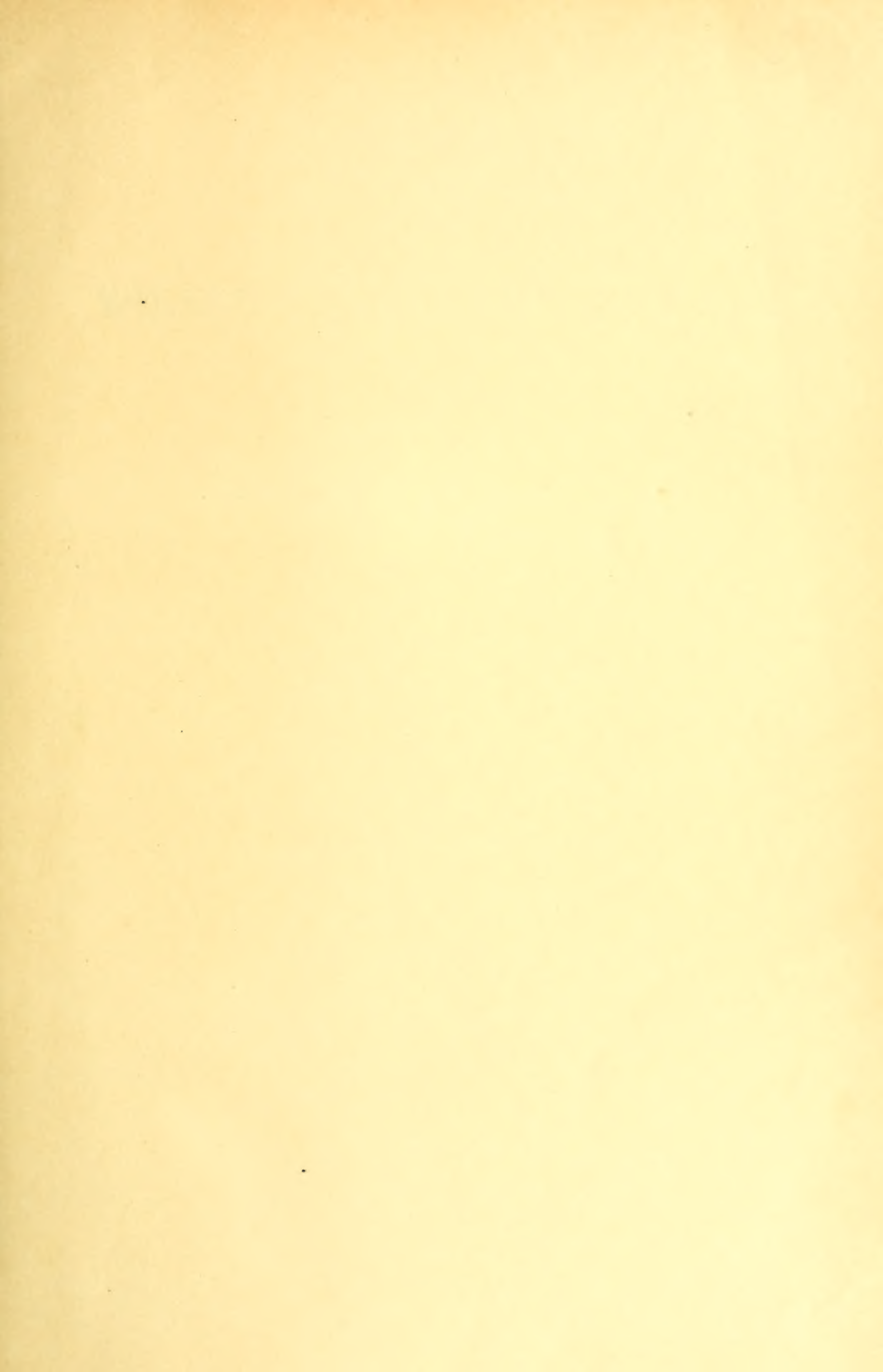












Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und **Albert v. Kölliker**

herausgegeben von

Ernst Ehlers

Professor an der Universität zu Göttingen

Neunundachtzigster Band

Mit 40 Tafeln und 73 Figuren im Text

LEIPZIG
Verlag von Wilhelm Engelmann
1908

1794

Inhalt des neunundachtzigsten Bandes.

Erstes Heft.

Ausgegeben den 21. Januar 1908.

Zweites Heft.

Ausgegeben den 10. März 1908.

Drittes Heft.

Ausgegeben den 31. März 1908.

Viertes Heft.

Ausgegeben den 28. April 1908.

Zur Histologie der Unterkieferspeicheldrüsen bei Insectivoren[1].

Von

J. Schaffer, Wien.

Mit Tafel I und II.

Die Submaxillardrüse des Igels ist bekanntlich wiederholt auf ihren feineren Bau untersucht worden[2]. Dagegen liegen bisher über diese Drüse bei der Spitzmaus und dem Maulwurf meines Wissens keine Beobachtungen vor[3]. Da ich bei Gelegenheit meiner Untersuchungen über die Thymus stets auch die beim Maulwurf mit diesem Organ eng verbundene Submaxillardrüse[4] zu Gesicht bekam, schien es mir des Versuches wert, diese Lücke in unserm Wissen auszufüllen. Das ist die Aufgabe der folgenden kurzen Mitteilung.

Ich gehe bei meinen Betrachtungen von einer schematischen Darstellung des bekannten feineren Aufbaues der Submaxillardrüse beim Menschen und einer Reihe von Wirbeltieren aus. Fig. 1 stellt ein Schema der Drüse des Menschen dar, in dem ich die wesentlichsten

[1] Nach einem Vortrage, gehalten in der morpholog.-physiol. Ges. in Wien am 18. Juni 1907.

[2] So von N. Kultschizky, diese Zeitschrift. Bd. XLI, 1885, S. 99. — Loewenthal, Anat. Anz. Bd. IX, 1894, S. 223. — R. Krause, Arch. mikr. Anat. Bd. XLV, 1895, S. 93.

[3] J. N. Langley (Journ. of Physiol. Vol. X, 1889) erwähnt zwar, daß er auch die Submaxillardrüse beim Maufwurf untersucht habe. Da er aber nichts Weiteres darüber bemerkt, als daß ihre Zellen sich von denen andrer Schleimdrüsen (Submaxillar- und Orbitaldrüse bei Hund und Katze, Rachendrüsen vom Hund) nur durch die Größe der Schleimkörnchen unterscheiden, muß ich, wie aus dem folgenden hervorgehen wird, annehmen, daß Langley nicht die Submaxillaris, sondern die benachbarte, rein mucöse Retrolingualis des Maulwurfs vor sich gehabt hat.

[4] Man vgl. meine vorl. Mitt. »Über die Thymus von *Talpa* und *Sorex*«. Centralbl. f. Physiol. Bd. XX, 1906, S. 582 u. f.

Verhältnisse zum Ausdruck zu bringen suchte. Die richtigen Größenverhältnisse sind dadurch gewahrt, daß ich dem Schema die Rekonstruktionen S. Maziarskis[1] zugrunde legte.

Bekanntlich ist die Submaxillardrüse des Menschen eine gemischte Drüse, in der die rein serösen Teile (*SE*) überwiegen. Die interlobulären Ausführungsgänge (*AG*) mit ihrem einfachen cylindrischen oder kubischen Epithel gehen in die Speichelröhren (*Sp*) mit den basal aufgefaserten, meist höheren Zellen und diese in die engen, aus kubischen oder abgeplatteten Zellen bestehenden Schaltstücke (*SA*) über, die im serösen Teil reichlicher entwickelt zu sein scheinen.

Die Schaltstücke münden erst in die gewundenen, absondernden Endschläuche, welche zum Teil aus Schleimzellen führenden, zum Teil aus Eiweißzellen führenden Schläuchen und Endbläschen bestehen. Die Schleimzellenschläuche (*SL*) besitzen ausgesprochen tubulösen Charakter, und ihnen sitzen end- (*EH*) oder seitenständige (*SH*) Halbmonde aus Eiweißzellen mit Secretcapillaren auf. Auch können Schleimzellenschläuche in solche mit Eiweißzellen übergehen, was bei der vielfachen Krümmung der Schläuche am Durchschnitt ebenfalls Halbmonde vortäuschen kann (*SS*).

Die Schleimzellenschläuche zeichnen sich durch weite Lichtungen (*SQ*), scharfe Zellgrenzen, an die Basalmembran gedrängte Kerne und den schleimigen Inhalt ihrer Zellen aus, der aus dem breiten Zellende ausströmt und unter bestimmten Voraussetzungen mit den bekannten Schleimfärbemitteln (Mucikarmin, Delafields Hämatoxylingemisch, basischen Anilinfarben) stark färbbar ist, während die Eiweißzellen diese Farben ablehnen, sich dagegen mit sog. sauren Farben (Eosin, Säurefuchsin usw.) färben. Die serösen Teile zeigen mehr einen alveolären Charakter, indem sie am Durchschnitt meist rundliche, niemals längere schlauchförmige Zellgruppen darstellen. Die Lichtungen der Eiweißalveolen sind meist eng (*Sq*), die Zellgrenzen weniger deutlich, die Zellkerne rundlich und von der Basalmembran abstehend, das Protoplasma im secretgefüllten Zustande mit oxyphilen Körnchen versehen. Endlich sind die Eiweißzellenkomplexe meist durch Secretröhrchen ausgezeichnet.

Dieses geschilderte Verhalten zeigen im wesentlichen die Unterkieferspeicheldrüsen beim Menschen, Hund, Katze, Schwein, Schaf, Gazelle, Bären und Affen; nur der Anteil, den Schleim- und Eiweiß-

[1] Über den Bau der Speicheldrüsen. Bull. de l'Acad. Sc. de Cracovie, Juill. 1900, 41.

zellengänge an der Zusammensetzung der Läppchen nehmen, Zahl, Form und Ausbildung der Halbmonde, bedingen Verschiedenheiten.

Ganz andre Verhältnisse bieten nun die Unterkieferdrüsen bei Spitzmäusen und beim Maulwurf, die im folgenden kurz besprochen werden sollen.

Zunächst schildere ich die Befunde bei einer großen Wasserspitzmaus (*Crossopus fodiens*), die lebend in meine Hände gelangte und deren Drüsen in 10%igem Formalin fixiert wurden.

Die Schnitte wurden parallel zur Oberfläche des flachen Drüsenkörpers geführt.

Betrachten wir zunächst einen in gewöhnlicher Weise mit Hämalaun-Eosin gefärbten Schnitt bei schwacher Vergrößerung, so fällt sofort auf, daß die rotgefärbten Röhren des Ausführungsgangsystems einen unverhältnismäßig großen Anteil an der Zusammensetzung der Läppchen nehmen, und weiter, daß dieses Ausführungsgangsystem aus ganz verschiedenartigen Abschnitten besteht. Fig. 2 stellt einen solchen Durchschnitt dar, der allerdings anders gefärbt wurde, aber das zu besprechende Verhalten auf das deutlichste erkennen läßt.

Die weiten, mit einfachem, hellem Cylinderepithel ausgekleideten interlobulären Ausführungsgänge (*IL*) gehen in engere, vielfach gewundene und verästelte, daher quer, längs und schräg getroffene Schläuche an der Wurzel oder einer Art Hilus der Läppchen über. Je nach der Schnittrichtung scheinen diese engeren Gangabschnitte (*Sp*) auch mitten in den Läppchen zu liegen. An sie schließen sich gleichkalibrige, ja oft noch weiter erscheinende, kurz-schlauchförmige, gewundene und verästelte Gangsysteme an, welche durch eine stark oxyphile, grobe Körnung ihrer Zellen auffallen (*KS*).

Um diese schlauchförmigen, verästelten Gangabschnitte, gleichsam als Marksubstanz, schließen sich ringsum, wie eine Rindensubstanz, eng aneinander gepreßte Alveolen (*A*), welche durch einen großen Reichtum an Kernen, sowie Mangel eines deutlichen Lumens eine mehr gleichmäßige, dunkel gefärbte Masse darstellen. An parallel zur Oberfläche geschnittenen und median getroffenen Drüsenläppchen, an denen das inter- und intralobuläre Gangsystem vorwiegend längs getroffen wird, hat man den Eindruck, als ob sich eine tubulöse Drüse innerhalb einer zweiten alveolären verästeln würde.

Das Bild erinnert einigermaßen an das der Parotis bei der Ratte mit ihren reich entwickelten intralobulären Speichelröhren[1], nur daß

[1] Vgl. die Abbildung 879, welche v. EBNER im III. Bd. von KÖLLIKERS Handbuch der Gewebelehre (1902, S. 43) gibt.

bei der Spitzmaus anscheinend die gekörnten Schlauchabschnitte die Stelle der Speichelröhren einnehmen.

Besonders deutlich tritt das gegenseitige Verhalten der tubulösen und der sie umschließenden Drüsenmasse an Schnitten hervor, welche mit DELAFIELDS Hämatoxylin-Tonerdegemisch ziemlich stark vorgefärbt, dann in Brunnenwasser gebläut und mit einer gesättigten Lösung von Chromotrop 2 R[1] in 95%igem Alkohol 5—6 Stunden nachgefärbt wurden (Fig. 2).

An so behandelten Schnitten erscheinen die Ausführungsgänge rosa, die sich anschließenden körnigen Schlauchabschnitte zeigen eine leuchtend hochrote Färbung der Körnchen, während die umgebenden Alveolen dunkelblau hervortreten.

Die genauere Untersuchung zeigt nun, daß sich an die von hohen, gewöhnlichen Cylinderzellen mit basalen, runden Kernen ausgekleideten Ausführungsgänge solche anschließen, die durch eine basale Auffaserung ihrer Zellen und etwas von der Basalmembran abgerückte runde Kerne deutlich als Speichelröhren gekennzeichnet sind (Fig. 3 *Sp*). Erst diese gehen in die stark gekörnten, oxyphilen Schlauchabschnitte (*KS*) über. Dabei kann man an den Übergangsstellen beobachten, daß vielfach zuerst vereinzelte körnige Zellen zwischen den aufgefaserten der Speichelröhren auftreten.

Was nun den feineren Bau der gekörnten Schlauchabschnitte anlangt, so sind ihre Elemente große, dort, wo sie einzeln zwischen den Epithelzellen der Speichelröhren auftreten, becherzellenartig gebauchte Gebilde; im geschlossenen Verbande nehmen sie durch gegenseitigen Druck prismatische Form an. Sie erscheinen vollgepfropft mit ziemlich großen, kugeligen Körnchen, die lebhaft saure Farben anziehen. So färben sie sich stark mit Eosin, bei der Bindegewebsfärbung nach MALLORY[2] mit Orange G und in geradezu specifischer Weise leuchtend mit Chromotrop. Bei Anwendung der HEIDENHAINschen Eisenhämatoxylinfärbung treten diese Schlauchabschnitte allein dunkel gefärbt hervor, bleiben dagegen ungefärbt mit DELAFIELDS Hämatoxylingemisch oder Mucikarmin.

Die Schläuche zeigen weite Lichtung, deutliche Zellgrenzen und ganz an die Peripherie gedrängte, rundliche Kerne, die eine deutliche Kernmembran und ein oder mehrere Kernkörper erkennen lassen. Der Kern liegt in einer körnchenfreien Zone (Fig. 4 *r*), an deren Grenze

[1] Der Farbstoff wurde mir von Herrn Kollegen M. HEIDENHAIN zugeschickt, wofür ich hier nochmals danke.

[2] The Journ. of exper. med. Vol. V, 1900/01, p. 15.

man deutlich eine ausgesprochen radiäre Reihenanordnung der Körnchen erkennen kann. Manchmal zeigt diese basale Zone auch eine Andeutung von Faserung (Fig. 3 *f*, Fig. 4 *r*), ähnlich wie die Speichelröhren.

Morphologisch gleichen demnach diese Schlauchabschnitte auffallend denen einer Schleimdrüse, während ihr körniger Inhalt kaum anders als von eiweißartiger Natur aufgefaßt werden kann.

Die umgebenden Alveolen sind, wie schon erwähnt, durch ihre dichte Aneinanderpressung schwer voneinander abzugrenzen. Am besten gelingt dies noch an Schnitten, die nach der Bindegewebsfärbung von MALLORY gefärbt wurden. Solche Schnitte sind auch noch in andrer Hinsicht sehr instruktiv, wie gleich gezeigt werden soll.

Man erkennt an ihnen, daß die Endstücke aus kurz schlauchförmigen baumartig sich verzweigenden engsten Gängen bestehen (Fig. 4 *EA*), welche mit kleinen kugeligen Endbläschen von großer Gleichmäßigkeit in gedrängter Lagerung besetzt erscheinen (*A*).

Die am Durchschnitt kegelförmigen Zellen dieser Endbläschen besitzen in ihrer Mitte, also von der Basis abgerückt, einen kleinen, runden oder manchmal auch eckigen Kern, der sich mit Hämalaun stark und homogen färbt, während er an Eisenhämatoxylinpräparaten bis auf ein tiefschwarz gefärbtes Kernkörperchen wie ein leeres Bläschen erscheint.

Das dichte Protoplasma dieser Zellen zeigt bei den genannten Färbungen einen gleichmäßigen Ton; ganz anders bei Färbung mit Mucikarmin oder langdauernder Färbung mit DELAFIELDS Hämatoxylingemisch: da differenziert es sich in eine den Kern umschließende homogene, schwach gefärbte Zone und in eine tief rot, bzw. blau gefärbte oberflächliche feinkörnige Mantelzone, die sich scharf vom übrigen Protoplasma absetzt und nur die Basis der Zelle frei läßt (Fig. 3 *KA*).

An dünnen Quer- oder Längsschnitten durch die Alveolen tritt an solchen Präparaten zwischen den Körnchenzonen farblos ein ungemein feines, geradliniges Gangsystem nach Art der Secretcapillaren hervor. Manche Alveolenränder können dann den täuschenden Anblick gewähren, als ob sie eine bis zur Basalmembran reichende radiäre Streifung besäßen.

Wir hätten hier also Zellen vom morphologischen Typus der Eiweißzellen, an denen aber die besten bis jetzt bekannten und für specifisch gehaltenen Schleimfärbungen eine oberflächliche, schmale Zone von schleimiger Natur nachweisen lassen. Diese scheinbare Schleimzone färbt sich bei der Färbung nach MALLORY sehr scharf tiefblau, und nur diesem Umstande verdanke ich es, daß ich den an anders gefärbten

Schnitten gar nicht oder ungemein schwer zu findenden Zusammenhang der Alveolenendgänge mit den körnigen Schlauchabschnitten verfolgen konnte.

Vom Vorhandensein von Schaltstücken kann man sich allerdings auch an gewöhnlich gefärbten Schnitten überzeugen; man sieht sie besonders deutlich an der Peripherie der Läppchen als enge, von flachen Zellen ausgekleidete und verästelte Röhrchen von oft beträchtlicher Länge zwischen den Alveolen durchgehen. Der Zusammenhang dieser Speichelröhren mit den Alveolenendgängen einerseits, den körnigen Schlauchabschnitten anderseits wird jedoch erst an den nach MALLORY gefärbten Schnitten deutlich.

Man sieht hier (Fig. 4) die feinkörnige Innenzone der Endalveolen (*EA*), die sich, wie erwähnt, scharf vom peripheren Teil abgrenzt, scheinbar unmittelbar an die flachen Zellen der Schaltstücke (*Sch*) anschließen, so daß der Eindruck entsteht, als ob letztere sich als centroacinäre Lage in das Innere der Alveole fortsetzen würden

Anderseits kann man da und dort einen centralen blaugefärbten Secretfaden (*sf*) in einem Schaltstück zwischen die gelb gefärbten körnigen Zellen und weiter in die Speichelröhren sich fortsetzen sehen, so daß kein Zweifel darüber bestehen kann, daß sich die körnigen Schlauchabschnitte durch Schaltstücke mit den Alveolenendgängen verbinden.

Begreiflicherweise werden jedoch solche Übergänge bei der großen Kaliberverschiedenheit — die körnigen Röhren zeigen eine Dicke von 34—40 μ, die Schaltstücke eine solche von 10 μ — und dem gewundenen Verlaufe nur sehr selten durch den Schnitt im Zusammenhang getroffen.

In den körnigen Schlauchabschnitten und Speichelröhren findet man stellenweise auch einen stark gelb gefärbten Inhalt, oder aber es kommen beide Secretarten nebeneinander, dann aber immer so vor, daß das gelb gefärbte Secret als axialer Faden vom blau gefärbten umhüllt wird.

Selbstverständlich sagt uns diese Färbung gar nichts über die Natur des Secretes; darüber kann nur die physiologisch-chemische Untersuchung des am Lebenden gewonnenen Secretes Aufschluß geben. Auf diesem Wege könnte man dann auch über die Bedeutung der eigentümlichen Zellen der Endalveolen und körnigen Schlauchabschnitte eine bessere Vorstellung gewinnen.

Lassen wir aber auch eine physiologische Deutung als verfrüht zunächst beiseite, so zeigen die histologischen Befunde, daß wir in der

Submaxillaris der Wasserspitzmaus einen Drüsentypus vor uns haben, der sich von allen bisher bekannten unterscheidet. Das wird am deutlichsten, wenn wir ein Schema dieser Drüse darzustellen versuchen, wie ich es in Fig. 5 unter Berücksichtigung der tatsächlichen Größen- und Bauverhältnisse getan habe und dieses mit dem Schema der Submaxillaris des Menschen vergleichen.

Wir finden in der Tat, wie dies BERMANN[1] irrtümlich für die Submaxillaris des Kaninchens angegeben hat, eine tubulöse Drüse in einer alveolären eingeschlossen, aber in der Weise, daß sich letztere durch Schaltstücke an die erstere angliedert. Die groben Körnchen des tubulösen Anteiles müssen, nach dem färberischen Verhalten beurteilt, als eiweißartiger Natur bezeichnet werden. Dagegen zeigen die Endbläschen die Merkwürdigkeit, daß ihre Zellen im allgemeinen den Charakter von Eiweißzellen besitzen, daß dagegen ihre oberflächliche Schicht, welche unmittelbar die Secretröhrchen begrenzt, eine ausgesprochene Färbung mit den besten Schleimfärbemitteln aufweist. Halbmondbildungen fehlen in dieser Drüse vollkommen.

Leider war ich bisher nicht imstande, mir eine zweite lebende Spitzmaus zu verschaffen. Nur je ein totes Exemplar von *Sorex vulgaris* und *Sorex alpinus*, die etwa 2—6 Stunden p. m. in meine Hände gelangten und ebenfalls, nach Entfernung der Haut, in 10%iges Formalin gebracht worden waren, sowie eine unbestimmte Spitzmaus aus MÜLLERscher Flüssigkeit konnten zum Vergleich herangezogen werden.

Bei keinem dieser untersuchten Tiere zeigte die Submaxillaris das Verhalten, wie es von der Wasserspitzmaus geschildert wurde. Als auffälligster Unterschied ergab sich bei allen ein gänzlicher Mangel der körnigen Schlauchabschnitte zwischen Speichelröhren und Schaltstücken. Die Speichelröhren, welche weniger reichlich entwickelt zu sein schienen, setzten sich vielmehr unmittelbar durch die engen Schaltstücke mit den Endalveolen in Verbindung.

Bei der Bindegewebsfärbung nach MALLORY erscheinen die basalen Teile der Speichelröhrenzellen deutlich orange gefärbt, die dem Lumen zugewendeten Zonen farblos.

Die Endalveolen sind nicht so dicht gedrängt, sondern wohl voneinander abgesonderte, rundliche, kernreiche Bildungen, deren centrale Partien eine deutliche Färbung mit Mucikarmin zeigen, die ebenso stark erscheint, als die der gleichzeitig mitgefärbten Retrolingualis. Dagegen färbt sich die Innenzone der Zellen nur schwach blau bei der

[1] Über tubulöse Drüsen in den Speicheldrüsen. Diss., Würzburg, 1878 u. a. a. O.

Färbung nach MALLORY und setzt sich nach keiner Färbung so scharf von der peripheren protoplasmatischen Zone ab, wie bei *Crossopus*.

Es fragt sich nun, ob man es hier mit Artunterschieden zu tun hat, d. h. ob die Submaxillaris von *Sorex* wesentlich anders beschaffen ist, als die von *Crossopus*; oder ob diese Unterschiede auf verschiedene funktionelle Zustände der untersuchten Drüsen zurückgeführt werden können.

Nach allem, was man über die Abhängigkeit des histologischen Bildes vom funktionellen Zustand der Speicheldrüsen weiß, entspricht das bei der Wasserspitzmaus geschilderte Bild der Submaxillaris dem einer geladenen, d. h. secreterfüllten Drüse. Hingegen deutet die lockerere Anordnung der Endalveolen, sowie der Mangel einer scharf abgesetzten Innenzone an den Zellen jener, mehr auf einen erschöpften Zustand der Drüsen, wobei allerdings noch der unbekannte Faktor der postmortalen Veränderung in Betracht zu ziehen ist.

Immerhin könnte man sich denken, daß bei der Entleerung der Secretstoffe in erster Linie die eigentümlichen oxyphil gekörnten Zellen der unmittelbar an die Speichelröhren sich anschließenden Schlauchabschnitte ihr Secret ausstoßen und im secretleeren Zustande von den gewöhnlichen Speichelröhren nicht mehr zu unterscheiden sind.

Wäre dem so — und die Entscheidung wird leicht sein, wenn man einige Drüsen von verschiedenen Wasserspitzmäusen miteinander vergleichen kann —, dann hätte die Lehre von der secretorischen Bedeutung der Speichelröhren eine neue und ganz eigentümliche Bestätigung erfahren.

Ein ganz andres Bild bietet die Submaxillardrüse des Maulwurfes dar.

Nachdem ich hier über ein reiches Material mannigfach fixierter Drüsen verfüge, kann ich auch über verschiedene funktionelle Zustände und dadurch bedingte Unterschiede im histologischen Aussehen einige Angaben machen.

Diese Unterschiede können so groß sein, daß man oft glauben möchte, gar nicht ein und dieselbe Drüsenart vor sich zu haben.[1]

Zunächst schildere ich das Aussehen der Drüse bei einem graviden Tier, das knapp vor dem Wurfe stand und dessen Milchdrüsen eine ganz gewaltige Entwicklung aufwiesen. Bei solchen Tieren zeigt nun auch die Submaxillaris — wohl infolge der gesteigerten Nahrungsaufnahme — eine beträchtliche Hyperplasie, die sogar zu einer Lageveränderung der Drüse führt.

Für gewöhnlich liegt die Submaxillaris, wie dies auch Ranvier[1] angibt, nach außen von der Retrolingualis, von dieser meist durch einen Lymphknoten getrennt. Bei diesem hochgraviden Tier schob sich die beträchtlich vergrößerte Submaxillaris über die Retrolingualis gegen die Mittellinie vor, so daß sie die Drüse der Gegenseite fast berührte. So hat Zumstein[2] die Lagerung beschrieben, daß ich fast annehmen möchte, er habe ein trächtiges Exemplar vor sich gehabt.

Nach diesen Vorbemerkungen gehe ich zur Schilderung meiner Befunde über.

Betrachtet man einen mit Delafields Hämatoxylingemisch-Eosin gefärbten Schnitt des in Formalin fixierten Organs, so glaubt man zunächst eine gewöhnliche gemischte Schleimdrüse mit reichlichen Halbmondbildungen vor sich zu haben, in der die Masse der Schleimzellenschläuche von jener der Eiweißzellen um einiges übertroffen wird (Fig. 7).

Die nähere Untersuchung zeigt aber auch an dieser Drüse ganz eigentümliche histologische Verhältnisse.

Die interlobulären Ausführungsgänge setzen sich in die mit deutlicher Basalfaserung ausgestatteten Speichelröhren (Fig. 7 und 8 *Sp*) fort, welche ziemlich reichlich entwickelt sind. Diese gehen unter plötzlicher Verschmälerung in kurze, meist nur vier bis fünf Zellen lange, seltener längere und dann verästelte Schaltstücke (Fig. 8 *Sch*) mit abgeplatteten Zellen und dicht stehenden Kernen über. Vermöge dieser dichten Kernstellung erkennt man die Schaltstücke schon bei schwächeren Vergrößerungen als dunklere Stellen in der Nähe der rot gefärbten Speichelröhren. Sie gehen ihrerseits wieder über in breite verästelte Röhren, die von großen, hellen, becherzellenartigen Gebilden ausgekleidet werden (Fig. 8 *HZL*). Die Verästelungen können ziemlich zahlreich sein — man zählt an den Durchschnitten bis zu zehn (vgl. Fig. 7 *HZL*) —, erreichen aber niemals eine besondere Länge, sondern sitzen als kurze, abgerundete Cylinder dem Hauptgange auf, wie dies im Schema Fig. 6 rechts dargestellt ist.

Die Zellen, welche diese Gänge auskleiden, sind durch an die Peripherie gedrängte oder in einer seitlich ausgezogenen Spitze gelegene, manchmal abgeplattete und oft homogen färbbare Kerne (Fig. 10 *HZ*, Fig. 8 *HZL*), weiter durch derbe, in Gestalt glänzender Linien hervortretende Zellwände und einen durchsichtigen, eng- oder klein-

[1] Arch. de Physiol. 3 sér., T. VIII, 1886, p. 223.

[2] Über die Unterkieferdrüsen einiger Säuger. I. Anatomischer Teil. Habilitationsschrift, Marburg, 1891, S. 17.

wabigen, schaumigen Inhalt ausgezeichnet. Gegen den protoplasmatischen Boden der Zellen werden die Wabenwände etwas dicker, schwach mit Eosin färbbar und ragen oft wie fädige Fortsätze in das Innere (Fig. 8 z). Manchmal sind auch spärliche Körnchen als Zellinhalt nachzuweisen.

Während diese Merkmale die Zellen als typische Schleimzellen kennzeichnen würden, besitzen sie eine Anzahl von Eigentümlichkeiten, die gegen einen solchen Charakter sprechen. So färbt sich ihr Inhalt nur ganz schwach mit der konzentrierten alkoholischen Mucikarminlösung, gar nicht mit Delafields Hämatoxylingemisch und stellt ihr secernierendes Ende nicht ein weit offenes Stoma mit dem unregelmäßig sich verlierenden Netzwerk typischer Schleimzellen dar. Die Lichtungen der von diesen Zellen begrenzten Gänge sind vielmehr meist eng und regelmäßig von glänzenden Säumen umschlossen; am Querschnitt werden sie meist von vier bis sechs durch deutliche Schlußleisten verbundene, schmale Zellenden gebildet (Fig. 8, *HZQ*). Sie können vermöge ihrer scharfen Begrenzung und geringen Weite den Eindruck von Secretcapillaren hervorrufen (Fig. 9 und 10 *L*); dies um so mehr, als solche Röhrchen vielfach auch seitlich, vom Hauptgang abzweigend, zwischen den Zellen an die Peripherie der Schläuche ziehen (Fig. 8 *C*), um hier an die gleich zu besprechenden Halbmondbildungen zu gelangen.

Diesen hellen, verästelten Schläuchen sitzen nämlich reichlich breite Halbmonde nicht nur an den blinden Enden — wo sie manchmal wie eine kurze Fortsetzung des Schlauches aussehen (Fig. 8 *H*) —, sondern auch seitlich auf, so daß sie stellenweise ganz eingehüllt erscheinen von einer zweiten Zellart (vgl. den Schlauch *HZL* in Fig. 7). Sie wird dargestellt von dicht protoplasmatischen, daher dunkler gefärbten Zellen (Fig. 7 u. 8 *DZ*), mit an gewöhnlich gefärbten Präparaten schwer wahrnehmbaren Zellgrenzen und runden, von der Basalmembran abgerückten Kernen. Diese Kerne zeigen ähnlich, wie es bei der Spitzmaus beschrieben wurde, bei der Eisenhämatoxylinfärbung nur eine deutliche Membran und ein großes, schwarz gefärbtes Kernkörperchen. Von Lichtungen ist zwischen diesen Zellen bei gewöhnlicher Färbung kaum etwas zu sehen.

Während die Zellen so ganz an Eiweißzellen gemahnen, empfängt man von ihnen sofort einen andern Eindruck, wenn man sie an Schnitten untersucht, die mit Mucikarmin oder andern Schleimfärbemitteln gefärbt wurden.

Da erscheinen diese Zellen noch viel deutlicher, als bei der Wasser-

spitzmaus, durch eine mit Mucikarmin usw. stark färbbare, körnig-schollige Oberflächenzone ausgezeichnet, welche nur die Basis der Zelle freiläßt und das centrale kernhaltige Protoplasma mantelartig umschließt (Fig. 9, 10).

Diese körnige Mantelzone erscheint an rein senkrecht (radiär) und median getroffenen Zellen (Fig. 9 *k*) von ziemlich gleichmäßiger Dicke; an den in der Mehrzahl schräg getroffenen Zellen macht es jedoch den Eindruck, als ob die Körnchen am centralen Ende der Zelle reichlicher angehäuft wären (Fig. 9 bei *H*); manche Zellen endlich scheinen in ihrer ganzen Flächenausdehnung von Körnchen durchsetzt. In solchen Fällen zeigt aber der Mangel eines Kernes deutlich, daß es sich um Tangentialschnitte durch die Mantelzone handelt (Fig. 10 *t*).

Wie an den mit Mucikarmin behandelten Schnitten deutlich zu sehen ist, verlaufen zwischen den körnigen Mantelzonen noch viel ausgesprochener als bei der Wasserspitzmaus, engste, scharf begrenzte farblose Durchgänge, welche den Eindruck von Secretcapillaren machen und wohl auch die Rolle solcher spielen (Fig. 9 *sc*). Sie unterscheiden sich aber von den gleichnamigen Bildungen in den serösen Abteilungen der menschlichen Submaxillaris dadurch, daß sie stets fast vollkommen geradlinig bis an die Membrana propria verlaufen und so die Zellgrenzen auf das schärfste wiedergeben (Fig. 9, 10).

Da sie auch an Tangentialschnitten durch die Halbmonde in gleicher Weise erscheinen, muß es sich mehr um spalten- denn röhrenartige Bildungen handeln, wofür auch ihr Verhalten bei hoher und tiefer Einstellung spricht. An allen anders gefärbten Schnitten sind sie nur schwer zu sehen, da sich ihr Inhalt mehr oder minder stark mitfärbt. Stellenweise fehlen sie wohl überhaupt, was durch ihre temporäre Bedeutung verständlich wird.

Daß sich diese Spalten mit den Lichtungen zwischen den hellen Zellen der Drüsenschläuche in Verbindung setzen, kann nicht bezweifelt werden; oft geschieht es durch eine kleine, lacunenartige Erweiterung (Fig. 10 bei *L* unten). Wie jedoch das Farblosbleiben der Spalten bei der Mucikarminfärbung beweist, sind sie nicht die Wege für ein schleimiges Secret. Dieses sieht man vielmehr in Form körniger Zipfel (Fig. 9 *a*) an der Berührungsstelle zwischen Halbmond und Zellschlauch in den letzteren sich ergießen, wo es alsbald ein schaumiges Aussehen annimmt, vielleicht infolge der Vermischung mit dem Secret der hellen Zellen (Fig. 10 *L*).

Betrachtet man demnach einen mit Hämalaun-Mucikarmin doppelt gefärbten Schnitt durch die Drüse bei schwacher Vergrößerung, so sieht

man fast farblose Hauptschläuche von tiefrot gefärbten Halbmondbildungen umschlossen; und ebenso stark gefärbter Inhalt erfüllt zahlreiche Speichelröhren und Ausführungsgänge.

Da ich dieses histologische Bild der Submaxillaris bei einer ganzen Reihe andrer — allerdings schlecht konservierter — Maulwürfe vermißte, glaubte ich es mit der offenkundigen Hyperplasie der Drüse beim laktierenden Tier in Zusammenhang bringen zu sollen; doch fand ich später dasselbe Verhalten in der Drüse eines männlichen Maulwurfs. Ja, die Halbmondbildungen waren hier noch ausgeprägter dadurch, daß die hellen, becherzellenhaltigen Gebilde fast ganz zerfallen waren. Der Grund hiervon war offenbar der, daß dieses Tier samt dem schwer durchdringlichen Fell in die Formalinlösung eingelegt worden war.

Es zeigen aber auch Drüsen, die freipräpariert, jedoch nicht lebenswarm, sondern erst einige Zeit nach dem Tode in die Fixierungsflüssigkeit gekommen sind, weitgehende Veränderungen und Zerfallserscheinungen, was auf die hohe physiologische Tätigkeit der Drüsenzellen hinweist.

Wesentlich verschieden stellte sich das feinere Verhalten der Submaxillaris bei einigen andern Maulwürfen dar. So bei einem im Frühjahre gefangenen, nicht trächtigen Weibchen, dessen Drüsen lebenswarm in einem Gemisch von absolutem Alkohol, Formalin und gesättigter Sublimatlösung fixiert worden waren.

An vergleichshalber wieder mit Delafields Hämatoxylingemisch-Eosin gefärbten Durchschnitten ist an dieser Submaxillaris von Halbmondbildungen nichts zu sehen; ebensowenig von den hellen, breiten Drüsengängen mit den becherzellenartigen Gebilden. An ihrer Stelle und offenbar ihnen entsprechend finden sich verästelte Schläuche, die von ganz eigentümlichen Zellen ausgekleidet werden.

Die Zellen machen an derart gefärbten Schnitten einen soliden Eindruck und zeigen eine mehr als $^3/_4$ des Zellleibes umfassende Innenzone von feinkörniger Beschaffenheit und dunkelblauer Färbung, während der ganz an die Peripherie gedrängte, rundliche Zellkern in einer mit Eosin gefärbten Protoplasmazone liegt. Diese Zellen begrenzen wieder ganz enge und sehr gleichmäßige Kanäle, welche am Querschnitt wie Secretcapillaren erscheinen.

Fast noch stärker als mit Delafields Hämatoxylingemisch färben sich aber die feinkörnigen Innenzonen dieser Zellen mit Hämalaun, was auf den ersten Blick gegen eine gewöhnliche Schleimnatur des Zellinhaltes spricht, die man nach dem Verhalten gegen das glyzerinhaltige

DELAFIELDsche Gemisch, das ich stets stark verdünnt verwende, vermuten könnte.

In der Tat färbte sich dieser Zelleninhalt auch mit Mucikarmin, unserm besten Schleimfärbemittel, trotz der (infolge des Sublimatzusatzes) schwach sauren Fixierungsflüssigkeit nicht. Doch auch in Fällen, wo die Drüse mit stark sauren Flüssigkeiten, wie z. B. ZENKERS Flüssigkeit, fixiert worden war — bekanntlich ein für die Fixierung des Schleimes günstiger Umstand —, färbte sich der Inhalt der Zellen nur schwach, während sich der Retrolingualisschleim unter allen Umständen stark färbte.

Da endlich diese Zellen auch bei Färbung mit wässeriger Thioninlösung nahezu farblos blieben, worauf ich noch zurückkomme, war nur der Schluß möglich, daß der Schleimgehalt dieser Zellen entweder ein ganz geringer oder aber ein ganz besonderer, von dem der Retrolingualis verschiedener sein müsse. In letzterer Hinsicht legte schon die starke Färbbarkeit mit Hämalaun die Vermutung nahe, daß es sich um kalkhaltige Zellen handeln könnte, nachdem bereits R. KRAUSE[1] für die Submaxillaris des Igels den Nachweis erbracht hat, daß diese Drüse ein sehr kalkreiches Secret ausscheidet[2].

Außer mit Hämalaun färbte sich der Zellinhalt auch intensiv mit alkoholischer Hämatoxylinlösung, weniger stark mit ebensolcher Hämateinlösung, die von LEUTERT[3] zum Nachweise selbst der kleinsten Kalkkörnchen als geeignet empfohlen worden ist; dies erklärt sich aber aus dem Umstande, daß das Objekt mit Sublimat (Alkohol-Formalin) fixiert war, was nach LEUTERTS ausdrücklicher Bemerkung die Kalkfärbung beeinträchtigt. Ausgezeichnet gelang dagegen die Färbung der Zellen mittels der zuerst von MERKEL[4] angewendeten, dann von v. KÓSSA[5] empfohlenen Pyrogallolreaktion, die ich für mein Objekt etwas abändern mußte.

Legt man die Schnitte (Celloidin) auf 10—15 Minuten in 1—2%ige Pyrogallollösung und wäscht sie dann kurze Zeit aus, so zeigen die

---

[1] Arch. mikr. Anat. Bd. XLV, 1895, S. 125 u. f.

[2] Beim Schneiden des Objektes fühlte ich wiederholt einen Widerstand, der das Messer abstumpfte. Unter dem Mikroskop zeigte er die Form glänzender Kügelchen im Zwischengewebe der Drüse, die sich durch ihre Doppelbrechung und Löslichkeit in Säure als sphäritischer Kalk erwiesen.

[3] Über die Sublimatintoxikation. Fortschr. der Medizin. Bd. XIII, 1895, S. 89.

[4] Die Speichelröhren. Rektoratsprogramm. Leipzig, 1883.

[5] Über die im Organismus künstlich erzeugten Verkalkungen. Beitr. zur path. Anat. u. allg. Path. Bd. XXIX, 1901, S. 190.

Zellen keine Färbung. Setzt man jedoch das Auswaschen in Leitungswasser stundenlang fort, was einer reichlicheren Sauerstoffzufuhr gleichkommt, die für das Zustandekommen der Reaktion nach MERKEL nötig ist, so erscheinen zuletzt die Zellen, welche die starke Färbung mit Hämalaun zeigten, schwarzbraun bis schwarz gefärbt, nicht jedoch die Speichelröhren. Hingegen unterblieb die Reaktion, wenn man die Schnitte vor dem Einbringen in Pyrogallol mit 1%iger Salzsäure behandelt und dann gut ausgewaschen hatte, oder wenn man Schnitte verwendete, die in ZENKERscher Flüssigkeit fixiert worden waren.

An den zuerst besprochenen Schnitten (Fig. 11) treten nunmehr ähnlich wie an der Drüse des hochträchtigen Maulwurfs verästelte Schläuche (*HZL*) mit auffallend engen und gleichmäßigen Lichtungen in der nur hellbraun gefärbten Umgebung hervor. Sie entsprechen den breiten, verästelten Röhren mit den großen becherzellenartigen Gebilden im ersten Falle, stellen also offenbar nur einen andern Funktionszustand jener Zellen dar.

Versuche, diese Zellen mittels Purpurin[1] oder mittels salpetersauren Silbers[2] zu färben, mißlangen; da diese Färbungen zum Nachweise von phosphorsaurem Kalk angegeben worden sind, darf man wohl annehmen, daß es sich im vorliegenden Falle um ein Calciumcarbonat handeln dürfte.

Der becherzellenartige Charakter der diese Schläuche auskleidenden Zellen ließ sich aber auch an diesem Objekt sichtbar machen, wenn man die Schnitte mit wässerigem Thionin in stärkerer Verdünnung (etwa 1‰) färbte.

An solchen Präparaten treten die mit Hämalaun sich blau, mit Pyrogallol schwarz färbenden Zellen als helle, becherzellenartige Gebilde hervor, welche durch eine derbe, thecaartige Wandung und einen feinkörnigen, aber farblosen Inhalt ausgezeichnet sind. Dagegen zeigen die Zellen der nunmehr an Halbmondbildungen erinnernden Endalveolen eine deutliche metachromatische Rotfärbung, ganz ähnlich, wenn auch nicht so stark, wie die schleimhaltigen Schläuche der Retrolingualis.

Dieses Bild vermittelt also leicht den Anschluß an das zuerst beschriebene und kann wohl ohne Zwang so gedeutet werden, daß es ein früheres physiologisches Stadium, d. h. ein solches der Secretbereitung,

[1] Vgl. GRANDIS e MAININI, Sur une réaction colorée, qui permet de révéler les sels du calcium. Arch. ital. Biol. 1900, T. XXXIV, p. 73.

[2] v. KÓSSA, l. c. S. 191.

darstellt, während jenes einem solchen der höchsten Secretfüllung oder beginnenden Entleerung entspricht.

Im Stadium der Secretbereitung erscheint besonders nach gewissen Färbungen (Hämalaun oder Delafields Gemisch-Eosin) der Unterschied zwischen den Zellen der Schläuche und der Endalveolen mehr oder minder verwischt; daher fehlt auch das Bild deutlicher Halbmonde. Diese treten erst hervor, wenn die Zellen der Schläuche durch starke Füllung mit dem gereiften Secret einen becherzellenartigen Charakter angenommen und die Zellen der Endalveolen zu halbmondförmigen Gruppen zusammengedrängt haben.

Nach den angeführten Färbungsergebnissen kann es wohl als festgestellt gelten, daß der Inhalt dieser eigentümlichen Drüsenschlauchzellen reich an Kalk ist. Daß dieser Kalk aber an Schleim gebunden ist, welcher dadurch ein ganz eigentümliches Verhalten den Schleimfärbemitteln gegenüber gewinnt, geht außer aus dem refractären Verhalten gegen die Thioninfärbung auch noch aus einer zufälligen Beobachtung hervor, die ich an denselben Schnitten machte, von denen ich oben erwähnte, daß sich in ihnen die Drüsenzellschläuche auch mit Mucikarmin nicht färbten. Ich bezog aus einem rein äußeren Anlaß ein neues Fläschchen der alkoholischen Mucikarminlösung (von Grübler & Co.) und färbte einige Schnitte auch mit ihr. Zu meinem größten Erstaunen traten nun die verästelten Drüsenschläuche mit derselben Schärfe wie in Fig. 11, aber rot gefärbt hervor.

Hätte ich dieses Bild zuerst gesehen, so hätte ich es kaum anders als durch einen starken Schleimgehalt der Zellen erklärt. So muß ich annehmen, daß das erste Mucikarmin, das schon lange in [illegible] stand, aber gewöhnlichen Schleim, wie z. B. den der [illegible] ausgezeichnet färbte, solche Veränderungen erlitten hat, daß [illegible] kalkhaltigen Schleim nicht zu färben vermochte, oder [illegible] daß das neue Mucikarmin eine etwas andre Zusammen[illegible] es befähigte, auch diesen kalkhaltigen Schleim [illegible] zu färben, wie den der Retrolingualis.

Ein deutlicher Fingerzeig, von welchen [illegible] Umständen unsre besten Farbreaktionen beei[illegible]ßt werden.

Erwähnt sei noch, daß in den Ra[illegible] bei vielen Maulwürfen die Zellen der E[illegible] eigentümliche Vacuolenbildung zeigen, die am dem[illegible] mit Pyrogallol behandelten Schnitten hervortrat. [illegible] hatten die Alveolen förmlich ein schaumiges Aussehen [illegible] in den mittleren Teilen der Schnitte davon nichts zu se[illegible] war, hatte es sich

wohl um eine Veränderung der unmittelbar vom Reagens betroffenen oberflächlichen Partien handeln.

Die hier geschilderten Verhältnisse der Unterkieferspeicheldrüse beim Maulwurf entfernen sich weit von denen bei der verwandten Spitzmaus. Das wird wieder am leichtesten durch ein Schema der Drüse beim Maulwurf (Fig. 6) und einen Vergleich dieser mit dem Schema der Drüse bei der Spitzmaus verständlich gemacht.

Als auffallende Ähnlichkeit ergibt sich nur die der Drüsenzellen in den secernierenden Endstücken: in beiden Fällen, beim Maulwurf noch viel deutlicher als bei der Spitzmaus (was jedoch möglicherweise nur auf einer funktionellen Differenz beruhen kann), werden diese Endstücke von Zellen gebildet, welche gleichsam den Charakter von serösen und Schleimzellen vereinigen. Während jedoch beim Maulwurf diese Zellen deutliche Halbmonde (Fig. 6 *EH*, *SH*) um eine zweite, unter Umständen »helle« (*HL*, *DQ*) und »körnige« Zellart bilden, ist bei der Spitzmaus eine zweite Drüsenzellenart, die durch ihre deutliche und stark oxyphile Körnung charakterisiert ist (Fig. 5 *KS*), von der ersten räumlich durch die Schaltstücke (*SA*) vollkommen getrennt und gleichsam in den periphersten Abschnitt der Speichelröhren verlegt.

Vergleichen wir noch die Submaxillaris des Igels, des dritten Vertreters unsrer einheimischen Insectivoren, so scheint sich diese nach den Angaben der Autoren mehr den Verhältnissen beim Maulwurf anzuschließen. Allerdings zeigt die Auffassung N. [Kultschitzkys?] und R. Krauses betreffs des Igels eine wesentliche Verschiedenheit. Ersterer beschreibt zwei Zellarten in den Drüsenröhrchen, deren eine — seine mucinoiden Zellen — ganz mit den »hellen« Zellen beim Maulwurf über[einzustimmen?] scheint[1], während die zweite vollkommen den serösen Drüsenzellen entsprechen, sich aber mit Hämatoxylin färben soll, das die ersteren ungefärbt läßt. »Ein solches Präparat hat eine große Ähnlichkeit mit einer gewöhnlichen gemischten Drüse mit stark entwickelten Halbmonden.«

Auch R. Krause unterscheidet zweierlei Zellen, kommt aber betreffs ihrer Deutung zu gerade entgegengesetzter Auffassung wie

---

[1] Sie entsprechen nach ihrer Verteilung den Schleimzellen der Submaxillaris andrer Tiere, haben basalständigen Kern, der von einer geringen Menge von Protoplasma umhüllt ist, von dem lamellenförmige Fortsätze abgehen (vgl. meine Fig. 8 *z*). Sie unterscheiden sich aber von den gewöhnlichen Schleimzellen scharf dadurch, daß sie sich in ihrem nicht protoplasmatischen Teil energisch mit Karmin (also nicht mit Schleimfärbemitteln; Anm. d. Verf.) färben. l. c. S. 104.

KULTSCHIZKY. An die Schaltstücke schließen sich nach KRAUSE oxyphile Körnchenzellen an, die er denen der Parotis vergleicht, also für seröse Zellen hält. An diese schließen sich Zellen an, welche »mit verschiedenen Farbstoffen dieselben Reaktionen wie Schleimzellen geben. Dabei unterläuft R. KRAUSE der Irrtum KULTSCHIZKYS »mucinoide Zellen« mit seinen basophilen zu identifizieren[1], während doch KULTSCHIZKY, wie ich glaube, mit vollem Recht an die Schaltstücke sich seine mucinoiden und an diese erst die mit Hämatoxylin färbbaren, die er den serösen vergleicht, anschließen läßt.

Ganz unverständlich ist mir, wie R. KRAUSE[2] schließlich dazu

---

[1] Arch. mikr. Anat. Bd. XLV, 1895, S. 124.

[2] Ebendort, S. 128.

Anmerkung: Da N. LOEWENTHAL neuestens Mitteilungen über den feineren Bau der Submaxillaris beim Igel in Aussicht gestellt hat (Bibliogr. Anat. T. XVI, 1907, p. 171), habe ich von einer genaueren Untersuchung Abstand genommen. Nur um mir selbst ein Urteil über die Steitfrage zwischen R. KRAUSE und KULTSCHIZKY zu bilden, habe ich mir den feineren Bau der Drüse bei einem $2^1/_2$monatigen und einem erwachsenen Igel angesehen. Der Drüsenkörper des letzteren, den ich (vor langen Jahren) als »Submaxillaris« herauspräpariert und in Sublimat-Eisessig fixiert hatte, besteht aus drei verschieden gebauten Anteilen: einem rein serösen, einem rein mucösen (Retrolingualis) und einem gemischtzelligen, der mir der Submaxillaris des Maulwurfs zu entsprechen scheint. In ihm gehen nun die Speichelröhren unter ganz allmählicher Dickenabnahme — im Gegensatz zu der plötzlichen beim Menschen und Maulwurf — in die kurzen Schaltstücke und diese in verästelte Zellschläuche über, welche aus netzig-körnigen Zellen bestehen, die sich mit verdünntem Hämatoxylingemisch nach DELAFIELD nicht färben, ebensowenig mit Mucikarmin, wohl aber mit Eosin, jedoch auch mit Hämalaun und die auch die Pyrogallolreaktion geben, wie beim Maulwurf. Besonders deutlich ist dies in den oberflächlichen, von der Fixierung unmittelbar betroffenen Teilen der Fall. Hier färbt sich der Inhalt der Zellen aber auch schwach mit Mucikarmin, stark blau bei der Färbung nach MALLORY, ähnlich wie bei der Spitzmaus. An diese Zellen, welche morphologisch den Eindruck von mucösen machen (KULTSCHIZKYS mucinoide Zellen), schließen sich solche an, die sich stark mit verdünntem DELAFIELDschen Gemisch, schwach aber auch mit Mucikarmin färben lassen; so gefärbte Schnitte erinnern dann an das Bild einer Drüse mit Halbmonden, ohne daß ich jedoch an meinen Objekten solche wirklich annehmen kann, ebensowenig wie KULTSCHIZKY oder in der letztbeschriebenen Submaxillaris vom Maulwurf. Diese Zellen enthalten aber stellenweise besonders wieder in den oberflächlichen Teilen der Drüse sehr deutliche Granula und unterscheiden sich von serösen Drüsenzellen durch sehr derbe Zellgrenzen. Die Kernverhältnisse zeigen keine durchgreifenden Unterschiede, indem stellenweise bald die erste, bald die zweite Zellart entweder ganz an die Peripherie gedrängte, homogen gefärbte, abgeplattete Kerne oder runde, mit deutlichem Chromatingerüst besaß. Keine der beiden Zellarten zeigte jedoch volle Übereinstimmung, weder mit den Zellen des rein serösen, noch mit denen des rein mucösen Abschnittes.

kommt, aus dem Umstande, daß sich in der erschöpften Drüse die Unterschiede zwischen den zwei Zellarten verwischen, den Schluß zu ziehen, »daß wir es in den beiden, auf den ersten Blick so verschiedenartig aussehenden Zellkomplexen der Submaxillaris im Grunde genommen doch nur mit denselben Zellen zu tun haben«, wo er doch selbst sofort anfügt, »daß jede Zellart die Absonderung eines bestimmten Teiles des fertigen Secretes übernimmt«.

Wenn so die Befunde beim Maulwurf es als wünschenswert und berechtigt erscheinen lassen, den histologischen Bau der Submaxillardrüse beim Igel einer neuerlichen Untersuchung zu unterziehen, so dürften sie anderseits auch geeignet sein, ein Verständnis für die bisher ganz vereinzelt dastehenden Angaben von R. KRAUSE[1] über dieselbe Drüse bei den Mangusten zu vermitteln.

Nach der Schilderung KRAUSES soll die Submaxillaris von *Herpestes badius* und *leucurus* stark entwickelte Halbmonde besitzen, die sich aber merkwürdigerweise mit den bekannten Schleimfärbemitteln (basischen Teerfarben, aber auch Mucikarmin) färben — weshalb sie KRAUSE für Schleimzellen erklärt —, während die eigentlichen Drüsengänge aus Eiweißzellen bestehen sollen.

R. KRAUSE sieht darin eine Umkehr des Typus, wie er bei Raubtieren (Hund, Katze) und Wiederkäuern (Schaf) bekannt ist.

Gegen diese Darstellung hat v. EBNER[2] wohl mit Recht sehr entschieden Stellung genommen und erklärt, daß er in dem Umstande, daß R. KRAUSE in den nur nach ihrem färberischen Verhalten als Schleimzellen gedeuteten Zellen Secretcapillaren beschreibt, einen neuen Beweis dafür sehe, daß die Schleimfärbemittel nicht unbedingt verläßlich sind. Daher könne er sich auch nicht entschließen, die Halbmonde der Mangusten im Gegensatz zu jenen aller andern Tiere für Schleimzellen zu halten.

Betreffs der Verläßlichkeit der Schleimfärbemittel erlaube ich mir zu bemerken, daß die metachromatische Färbung mit Thionin, Safranin, Methylviolett usw. gewiß kein Beweis für die Schleimnatur des gefärbten Objekts ist, da sich auch andre Körper so färben. Dagegen ist mir

Gegen KRAUSE (l. c. S. 123, Anmerk. 1) erwähne ich, daß ich wie KULTSCHIZKY stellenweise auch echte Schleimzellen, d. h. Zellen, deren Inhalt sich stark mit allen Schleimfärbemitteln färbte, sowohl in diesem Teil der Submaxillaris, als im rein serösen Abschnitt gefunden habe.

[1] Beiträge zur Histologie der Speicheldrüsen usw. Arch. mikr. Anat. XLIX, 1897, S. 707.

[2] KÖLLIKERS Handbuch der Gewebelehre. 6. Aufl. III. Bd., 1902, S. 61 ff.

bisher kein andrer Körper als die hyaline Knorpelsubstanz bekannt geworden, der sich mit Mucikarmin so färbt, wie die verschiedenen Schleimarten, so daß ich bisher keinen Grund sehe, an der von P. MEYER betonten Specifität dieser Färbung zu zweifeln, bis andre Erfahrungen uns eines besseren belehren. Die Beschreibung R. KRAUSES legt aber trotz mancher Abweichungen, welche allenfalls in der verschiedenen Technik ihre Erklärung finden könnten, die Vermutung nahe, daß es sich bei den Mangusten um ähnliche Verhältnisse handeln könnte, wie ich sie beim Maulwurf gefunden habe.

Wäre dies der Fall — was jedoch erst durch Vergleich zu prüfen ist, da, wie ich gezeigt habe, bei nahe verwandten Tieren die größten Verschiedenheiten vorkommen können —, dann würde es sich auch bei den Mangusten nicht um Drüsenschläuche aus Eiweißzellen und Halbmonde aus Schleimzellen handeln, sondern um Drüsenschläuche aus ganz eigenartigen, aber doch den Schleimzellen anzureihenden Bildungen, während die Halbmonde aus einer Art seromucöser, amphoterer Zellen sui generis bestünden und einstweilen von den gleichnamigen Bildungen bei andern Drüsen als KRAUSEsche Halbmonde unterschieden werden könnten.

Zum Schluß erlaube ich mir noch einige Bemerkungen über die **Retrolingualdrüse** anzufügen.

Sie ist bei den Insektenfressern, wie dies schon RANVIER[1] angab, eine reine Schleimdrüse und, wie bereits KULTSCHIZKY[2] und R. KRAUSE[3] betont haben, ohne Halbmondbildungen.

Besonders bemerkenswert scheint mir nun in Hinsicht auf die noch immer viel umstrittene Frage, ob der Schleim aus einem körnigen Vorstadium hervorgeht, die Tatsache, daß ich bei einem frisch gefangenen und rasch getöteten Maulwurf, dessen Drüsen in einem Gemisch von zwei Teilen 96%igen Alkohols und einem Teil Formalin fixiert worden waren, sämtliche Zellen der Retrolingualis vollgepfropft finde mit wohlgetrennten, ziemlich groben Kügelchen (Fig. 12), welche sich stark mit alkoholischem Mucikarmin, aber auch mit DELAFIELDS Hämatoxylingemisch färben. Dies widerspricht der Angabe von STÖHR[4], daß sich Mucigenkörnchen nicht färben.

H. HOYER[5] hat an einer Stelle gemeint, daß in Schleimdrüsen und Becherzellen nie so deutliche Granula wahrzunehmen seien, wie in den

[1] l. c. [2] l. c. S. 103. [3] l. c. S. 97.

[4] Lehrbuch der Histologie. 12. Aufl. S. 210.

[5] Über den Nachweis des Mucins in Geweben mittels der Farbemethode. Arch. mikr. Anat. Bd. XXXVI, 1890. S. 357 u. f.

Mastzellen. In der Retrolingualis dieses Maulwurfs war dies der Fall. Besonders nach Färbung mit dem alkoholischen Mucikarmin allein traten die Körnchen mit einer Schärfe hervor, die an der granulären Natur des Schleimzelleninhaltes keinen Zweifel gestattete (Fig. 12).

Ein ganz verschiedenes Bild erhielt ich bei einem andern Maulwurf. Diesen hatte ich versucht in Formalindämpfen zu ersticken; da dies aber selbst nach etwa 20 Minuten nicht gelungen war, tötete ich das Tier durch Genickfang.

Die Drüse wurde diesmal in einem Alkohol-Formalingemisch, dem ich aber zum gleichen Teil ($^1/_3$) gesättigte Sublimatlösung zugesetzt hatte, fixiert.

Von gesonderten Secretkörnchen war diesmal in der Retrolingualis fast nichts zu sehen. Ob dies seinen Grund in einer andern physiologischen Entwicklungsphase der Secretkörnchen oder in dem längeren Aufenthalt in dem giftigen Gase oder in einer direkten Reizung der Drüse durch flüssiges Formalin, mit dem die Schnauze des Tieres in Berührung kam, oder aber in der geänderten Fixierung hat, wage ich nicht zu entscheiden.

Der Zellinhalt färbte sich zwar gleich stark mit Mucikarmin, Delafields Hämatoxylingemisch und metachromatisch mit Thionin, bestand aber fast durchweg aus einem feinmaschigen, teilweise knotigen Netzwerk von Schleim, wie es aus dem Zerfließen von Körnchen entstanden gedacht werden kann. Bei genauer Untersuchung mit Immersion sind da und dort auch isoliert gebliebene Granula zweifellos zu sehen, die aber nicht mehr rund, sondern länglich, oft unregelmäßig geworden waren. Auch die Fäden des Netzwerkes ließen stellenweise ganz deutlich ihre Zusammensetzung aus stäbchenartig verlängerten und agglutinierten oder zusammengeflossenen Kügelchen erkennen.

Bei vielen andern Maulwürfen, deren Drüsen nicht vollkommen frisch fixiert werden konnten, waren die Granula zerflossen und bildeten das bekannte Netzwerk, wie es unter der Bezeichnung »reticuläre Substanz« von Schiefferdecker[1], »Filarmasse« von List[2] so eingehend beschrieben worden ist.

Ich habe nach diesen Erfahrungen eine Reihe schleimhaltiger Zellen in andern Geweben nach derselben Methode untersucht, d. h. in der genannten Alkohol-Formalinmischung (2 : 1) fixiert, von da in reinen 95%igen Alkohol übertragen und die Celloidinschnitte mit der alkoholischen Mucikarminlösung gefärbt und kann darüber folgendes

[1] Arch. mikr. Anat. Bd. XXIII, 1884, S. 405.

[2] Ebendort, Bd. XXVI, 1886 u. a. a. O.

mitteilen: Die Schleimzellen in der Submaxillaris einer durch Äther getöteten Katze boten dasselbe Bild, wie die der Retrolingualis des mit Formalindämpfen behandelten Maulwurfs, d. h. nahezu keine freien Granula mehr, sondern fast nur dichte Netze.

In der Submaxillaris eines Affen (*Hamadryas*) zeigten die Schleimzellen fast ausschließlich isolierte, aber bereits stäbchenförmig oder unregelmäßig gewordene Granula.

Auch in den Becherzellen der Rachenschleimhaut vom Frosch, deren Inhalt nach H. HOYER[1] durch kein mucinfärbendes Präparat tingiert werden soll, färbten sich mit Mucikarmin allerdings spärliche, durch viel farblose Zwischensubstanz getrennte Körnchen, Kügelchen und auch fadenförmige Gebilde stark rot.

In den Schleimdrüsen des weichen Gaumens und des Zungengrundes eines mit Äther getöteten Kaninchens waren keine Granula zu sehen. Die Zellen enthielten farblose Kugeln verschiedener Größe, die naturgemäß den Eindruck von Vacuolen machten und zwischen ihnen, als Vereinigung ihrer Oberflächen rotgefärbte Schleimsubstanz, die als Netzwerk mit runden Maschen erschien. Die freien Oberflächen der Zellen zeigten sehr charakteristische Schleimfadenbilder, indem jeder Faden von einem dichteren Knoten förmlich auszuströmen schien, wie etwa eine Schlüre von einem zerfließenden Kristall.

Die Oberflächenepithelien des menschlichen Magens zeigten in einem Falle, in dem das Schleimhautstückchen unmittelbar ex vivo (bei einer Operation) in das Fixiergemisch gebracht worden war[2], teilweise gut fixierte Schleimkörnchen, die bei den tieferen Teilen der Magengruben isoliert zu sehen, in den Oberflächenzellen durch ebenfalls gefärbte Zwischensubstanz verbunden waren. Teilweise wiesen die Zellen, besonders der Magengruben und Schaltstücke, Deformierungen der Schleimkörnchen bis zur Netzbildung auf. Aber allenthalben hatte sich der schleimige Inhalt ebenso stark mit Mucinkarmin gefärbt, wie in Schleimdrüsen oder Becherzellen, was zu sehen bisher — wenn auch die Behauptung HOYERS (l. c. S. 337), daß das schleimartige Secret der Magenoberflächenepithelien von mucinfärbenden Lösungen durchaus nicht tingiert wird, schon lange widerlegt wurde[3] — noch nicht gelungen war.

---

[1] l. c. S. 337.

[2] Ich verdanke das Objekt Herrn Privatdozent Dr. E. SCHÜTZ.

[3] Z. B. durch M. HEIDENHAIN (Anat. Anz. Bd. XVIII, 1900, S. 423), welcher die körnige Beschaffenheit und Färbbarkeit des Zellinhaltes an den Oberflächenzellen des menschlichen Magens gezeigt hat.

Von besonderem Interesse scheint es mir, daß in einem zweiten Fall, in dem die Schleimhautstückchen vor dem Einbringen in das Alkohol-Formalingemisch kurze Zeit in körperwarmer $^3/_4$%iger Kochsalzlösung gelegen hatten, die Färbung nicht mehr, wie im ersten Falle, den ganzen Zellkörper bis auf den kerntragenden basalen Teil betraf, sondern nur mehr eine oberflächliche kleinere oder größere, aber scharf abgesetzte Partie in Form des sog. BIEDERMANNschen Pfropfes.

Ich kann nach diesen und andern bereits bekannten Beobachtungen, die noch kurz gestreift werden sollen, die Anschauung R. KRAUSES über die Natur dieser Granula nicht teilen. Er sieht »natürlich in diesen Granulis nichts andres als Kunstprodukte, entstanden bei der Fällung der gelösten Eiweißkörper durch die Fixationsmittel«[1] und beruft sich dabei auf die bekannten Untersuchungen FISCHERS[2] und auf die Behauptung, daß man in der frisch (allerdings in Amnios- oder Glaskörperflüssigkeit) untersuchten Retrolingualis nichts von Körnchen sehe.

Es liegt mir ferne, hier auf die ganze Granulafrage eingehen zu wollen; doch möchte ich erinnern, daß der Behauptung KRAUSES und der andern Granulagegner eine Reihe von gegenteiligen Angaben und Beobachtungen gewiegter Forscher gegenüberstehen, von denen ich hier nur einige hervorheben möchte.

Eine der wichtigsten und schlagendsten scheint mir die Beobachtung L. MERKS[3] zu sein, welcher die Präexistenz der Secretkörnchen in den Schleimzellen und ihr Zerfließen bei lebenden Forellenembryonen feststellen konnte. R. KRAUSE läßt diese entscheidenden Angaben MERKS unberücksichtigt. Aber auch denen H. HOYERS[4], den er wiederholt zitiert, schenkt er nicht die gebührende Beachtung; nachdem dieser Autor das gewöhnliche Aussehen des Secrets an gefärbten Schnitten durch Schleim- und Schleimspeicheldrüsen als ein mäßig weitmaschiges Netzwerk bezeichnet hat, sagt er weiter: »Im frischen Zustand in humor aquaeus untersucht, erscheint der Zellinhalt körnig, wie dies auch schon von HEIDENHAIN in seinen grundlegenden Arbeiten hervorgehoben worden ist und auch von LAWDOWSKY erwähnt wird; aus zerquetschten Zellen treten die Körnchen frei hervor. Bei der Herstellung, Färbung und Aufhellung von Schnitten wird die körnige Struktur verwischt, und es kommt eine meiner Ansicht nach künstliche

[1] Arch. mikr. Anat. Bd. XLV, 1895, S. 103.

[2] Anat. Anz. Bd. IX, 1894, S. 678 und: Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas. Kritische Untersuchungen usw. Jena, 1899.

[3] Sitzb. k. Akad. Wiss. Wien, Bd. XCIII, III. Abt., 1886. [4] l. c. S. 346.

Netzstruktur zum Vorschein, die mit der Anordnung der Protoplasmastränge nichts gemein hat.«

Von weiteren, teils älteren, teils neueren Beobachtungen eines körnigen Inhaltes in schleimabsondernden Zellen seien noch erwähnt die von v. EBNER[1] in den Zungenschleimdrüsen, von BIEDERMANN[2] in den Becherzellen der Froschzunge, von LANGLEY[3] in den Schleimspeicheldrüsen und der Orbitaldrüse, von PANETH[4] in den Becherzellen des Säugetierdarmes, von FRH. VON SEILLER[5] in den Zungendrüsen der Reptilien. Besonderes Interesse beansprucht auch die Beobachtung APÁTHYS[6] an den einzelligen Drüsen in der Haut von *Nephelis*. Er sah sie vor jeder Secretion mit Körnchen vollgepfropft, die sich in vivo mit Methylenblau färbten und dann vor den Augen des Beobachters zu einem blaugefärbten Schleim zerflossen.

Auch GALEOTTI[7] konnte sich an in vivo gefärbten Schleimzellen im Magen und Darm bei *Spelerpes* von der Präexistenz der Körnchen überzeugen und betont, daß das körnige Aussehen in den fixierten Präparaten kein Kunstprodukt ist.

NOLL[8] bezeichnet es als Tatsache, daß die secretgefüllten Schleimzellen durch ihren Gehalt an Secretgranula charakterisiert sind und findet die frischen Zellen der Submaxillaris vom Hund, wie vor ihm schon HELD[9] die von der Katze, durchaus granuliert.

Nach alledem — und die Beispiele sind damit durchaus nicht erschöpft — scheint es vollkommen den Tatsachen zu entsprechen, wenn v. EBNER[10] den Absonderungsvorgang des Schleimes als einen wesentlich

---

[1] Die acinösen Drüsen der Zunge usw. Graz, 1873, S. 18.

[2] Sitzb. k. Akad. Wiss. Wien, Bd. LXXI, Abt. III, 1875 und ebenda Bd. XCIV, Abt. III, 1886, S. 253 u. f.

[3] The Journ. of Physiology, Vol. II, 1879, p. 276 u. f. Besonders aber in der sorgfältigen Untersuchung an gleicher Stelle Vol. X, 1889, p. 433, wo der Autor das Verhalten der Schleimgranula gegen die verschiedensten Reagenzien behandelt und ihre Präexistenz außer allen Zweifel setzt.

[4] Arch. mikr. Anat. Bd. XXXI, 1888, S. 129.

[5] Ebenda, Bd. XXXVIII, 1891, S. 200 und Festschrift zum 70. Geburtstage R. LEUCKARTS. Leipzig, 1892, S. 252 und 254 u. f.

[6] Zeitschr. wiss. Mikr. Bd. IX, 1892, S. 22.

[7] Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Phys. Bd. XII, 1895, S. 514. GALEOTTI führt noch als weitere Beobachter von körniger Secretion des Schleimes PFITZNER (Morph. Jahrb. Bd. VI, 1880) und RANVIER (Journ. de la Micrographie, T. XI und XII, p. 364, 1887) an.

[8] Arch. Anat. Phys. Phys. Abt. Suppl. 1902, S. 168.

[9] Ebendort, Anat. Abt. 1889, S. 287.

[10] KOELLIKERS Handbuch d. Gewebelehre. 6. Aufl. III. Bd. 1902, S. 42 u. 188.

granulären Prozeß bezeichnet. Wenn diese Anschauung sich noch nicht allgemein Bahn gebrochen hat, so liegt der Grund wohl darin, daß wir bis jetzt keine einfache und sichere Methode besessen haben, diese Schleimkörnchen auch im fixierten Präparat nachzuweisen. So klagt SOLGER[1], daß es ihm auf keine Weise gelungen ist, die »mattglänzenden Schleimtropfen« der Schleimzellen zu fixieren, und auch NOLL (l. c.) betont, daß keines der Mittel (Osmiumbichromat nach ALTMANN, konzentrierte wässerige Sublimatlösung, 10%iges Formalin, Alcohol absolutus) imstande war, die Granula so zu fixieren, wie es bei serösen Drüsenzellen gelingt. Daher muß man mit v. EBNER[2] auch heute noch sagen, daß die Körnchen sowohl in Schleim-, als auch in den verwandten Becherzellen schwer nachzuweisen sind.

Wenn auch vorerst noch zugegeben werden soll, daß vollkommen reife Mucigenkörnchen, wenigstens gewisser Schleimarten — während die andrer sehr widerstandsfähig sind —, durch kein Mittel fixiert werden können (man könnte sie einer vollkommen reifen Impatiensfrucht vergleichen, die bei der leisesten Berührung platzt, während dies im unreifen Zustand nicht der Fall ist), so liegen doch schon glückliche Versuche vor, auch die Körnchen empfindlicher Schleimsorten zu fixieren.

Nachdem zuerst PANETH[3] gezeigt hatte, daß die Körnchen in den Becherzellen des menschlichen Darmes durch Pikrinsäure sich als runde, scharf begrenzte Gebilde erhalten lassen, hat dann in der ersten Hälfte der neunziger Jahre O. JELINEK in unserm Institut nachgewiesen (aber nicht publiziert), daß sich die Schleimkörnchen auch mit Sublimat oder Pikrinsublimat fixieren und im gefärbten Schnitt erhalten lassen, wenn man eine nachträgliche Behandlung mit wässerigen Flüssigkeiten (vornehmlich das Auswaschen) vermeidet. Die fixierten Körnchen zerfließen aber noch nachträglich, wenn man die Fixierungsflüssigkeit mit Wasser auswäscht.

An Becherzellen des menschlichen Darmes, deren Secretgranula unter Beobachtung der angeführten Vorsicht fixiert worden waren, konnte ich die Theca der Zellen mit den stark in DELAFIELDS Hämatoxylingemisch färbbaren Körnchen erfüllt sehen; am Stoma erscheinen sie aber zu einer fädig-wabigen Masse zerflossen. Würde es sich in den Körnchen um ein bloßes Fällungsprodukt handeln, so müßten sie auch außerhalb des Stomas zu sehen sein.

---

[1] Festschrift f. C. GEGENBAUR. Leipzig, 1896, S. 217.

[2] l. c.

[3] l. c.

Hier sei beiläufig noch daran erinnert, daß die Granula der sog. Mastzellen des lockeren Bindegewebes, von deren Präexistenz man sich an jedem frischen Präparat überlebender Zellen überzeugen kann, in gleicher Weise zerfließen, wenn sie mit wässerigen Flüssigkeiten in Berührung kommen, dagegen als isolierte Körnchen färberisch nachweisbar bleiben, wenn nur alkoholische Flüssigkeiten benutzt werden, worauf schon JOLLY[1] und MICHAELIS[2] aufmerksam gemacht haben.

Übrigens bestehen auch in der Löslichkeit der Mastzellengranula ganz ähnlich, wie in der der Schleimgranula, Verschiedenheiten je nach der Art, was neuestens auch MAXIMOW[3] betont hat. So finde ich die Körnchen in den Zellen des Subcutangewebes bei der weißen Ratte noch nach tagelangem Liegen in stark verdünnten wässerigen Farblösungen nur zum Teil gelöst.

Aus den vorstehenden Mitteilungen ergeben sich also für den, welcher sich heute mit den histologischen Vorgängen bei der Schleimsecretion befassen will, einige nicht außer acht zu lassende Punkte.

1) Die Objekte, in deren schleimhaltigen Zellen man Granula nachweisen will, dürfen vor der Fixierung nicht chemischen oder physikalischen Einwirkungen oder gar postmortalen Veränderungen ausgesetzt werden.

2) Muß der physiologische Zustand der betreffenden Drüse oder Schleimhaut in Betracht gezogen werden; nicht jederzeit enthält die schleimbereitende Zelle Granula.

3) Muß die richtige Fixierungsflüssigkeit gewählt werden; am geeignetsten erscheint das von mir empfohlene Alkohol-Formalingemisch[4], das man 1—2 Tage einwirken läßt, um dann das Präparat unmittelbar in 95%igen Alkohol zu übertragen. Bei der weiteren Behandlung ist jede Berührung mit Wasser oder wässerigen Farblösungen zu vermeiden.

Unter Beachtung dieser technischen Vorschriften werden wir zu einer ganz andern Auffassung vom Wesen des histologischen Vorganges bei der Schleimabsonderung kommen, als sie uns heute noch in den Darstellungen von SCHIEFFERDECKER, STÖHR, R. KRAUSE u. a. entgegentritt.

So viel kann wohl schon jetzt mit Bestimmtheit gesagt werden, daß die Behauptung KRAUSES, die mucinbildende Zelle sei vor allem

---

[1] C. R. de l'Assoc. des Anat. Sess. 3. Lyon. 1901. p. 78.

[2] Münchener med. Woch. Jahrg. 49, 1902, S. 225.

[3] Arch. mikr. Anat. Bd. LXVII, 1906, S. 696.

[4] Vielleicht wird es sich für gewisse Fälle als zweckmäßig herausstellen seine prozentische Zusammensetzung abzuändern.

durch das Fehlen der Granula charakterisiert, irrtümlich ist, daß vielmehr das Gegenteil der Fall ist, und daß diese Granula kein Kunstprodukt sind.

Wien, 11. Juli 1907.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel I und II.

Fig. 1. Schema der Submaxillardrüse vom Menschen. Vergr. etwa 500. Äußere Umrisse, sowie gegenseitige Größenverhältnisse der Schleimschläuche und Eiweißalveolen unter teilweiser Benutzung der Rekonstruktionen von S. Maziarski (vgl. Text S. 2). *AG*, Ausführungsgang eines Endläppchens; *Sp*, Speichelrohr; *SA*, Schaltstück; *SL*, ein Schleimschlauch der Länge nach; *SQ* quergetroffen, *EH*, endständiger, echter Halbmond; *SH*, seitenständiger Halbmond; *SS*, Übergang eines Schleimschlauches in einen serösen Abschnitt, wodurch eine halbmondartige Bildung vorgetäuscht wird; *SE*, seröse Alveolen mit Secretröhrchen im Längs-; *Sq* im Querschnitt.

Fig. 2. Ein Läppchen der Submaxillardrüse von *Crossopus fodiens* am Flachschnitt. 10% Formalin. Delafields Häm. — Chromotrop 2 R. Vergr. 110. *IL*, intralobuläre Ausführungsgänge; *Sp*, Speichelrohr; *KS*, körnige Schläuche; *A*, Alveolenendgänge; *G*, Blutgefäß.

Fig. 3. Eine Stelle aus einem gleich behandelten Schnitt desselben Objektes. Vergr. 500. *KI*, körnige Innenzone der Alveolen, stark blau gefärbt; *Sp*, Speichelrohr in einen körnigen Schlauch *KS* übergehend. Bei *f* basale Faserung der körnigen Zellen.

Fig. 4. Randteil eines Läppchens der Submaxillaris von *Crossopus fodiens*. 10% Formalin. Mallorys Bindegewebsfärbung. Vergr. 500. Übergang eines körnigen Schlauches, *KS*, durch ein Schaltstück, *Sch*, in ein Alveolenendgangsystem, *EA*. Bei *A* eine solche Alveole quer getroffen. Die dunkle Innenzone setzt sich unmittelbar in die ebenfalls blau gefärbten Secretfäden, *sf*, fort. *k*, körniger Zellabschnitt; *r*, äußerer protoplasmatischer Abschnitt; *mp*, Membr. propr.; *c*, Blutcapillaren; *M*, bindegewebige Umhüllung der Drüse.

Fig. 5. Schema der Submaxillardrüse der Wasserspitzmaus. Links der Umriß genau nach einer Stelle im Präparat (Fig. 4); rechts Verhalten der Zellen und Schlauchabschnitte schematisch. *KS*, körniger Schlauch; *SF*, Secretfaden; *AE*, terminales Alveolengangsystem; *AQ*, Alveole im Querschnitt. Vergr. 500.

Fig. 6. Schema der Submaxillaris des Maulwurfs. Rechts ein reich verästelter »heller« Drüsengang mit den umhüllenden dunklen Zellgruppen genau nach dem Präparat mit der Camera angelegt (Fig. 7 *HZL*). Die dunkle Umrahmung kommt an den schmalsten Stellen auf Rechnung des kernhaltigen, protoplasmatischen Fußteiles der hellen Zellen, an den breiten Stellen entspricht sie den Halbmondbildungen. Links das Verhalten der Zellen schematisch. *HL*, Heller Zellschlauch längs; *DQ*, Drüsenschlauch quer; *HT*, Halbmond tangential; *SC*, Secretspalten. Vergr. 500.

Fig. 7. Partie aus der Submaxillardrüse des hochträchtigen Maulwurf (Nr. 9). 10 % Formalin. Delafield-Eosin. Vergr. 150. *Sp*, Speichelrohren, *HZL*, ein reich verästelter heller Zellenschlauch mit Halbmondbildungen. *HZQ*, Drüsenschläuche im Querschnitt; *DZ*, dunkle Drüsenzellen.

Fig. 8. Randteil eines Läppchens vom vorigen Objekt bei 500facher Vergr. und derselben Färbung. *Sp*, ein weiteres Speichelrohr bei *C* in ein Schaltstück, *Sch*, und dieses in einen längsgetroffenen Schlauch mit hellen Zellen, *HZL*, übergehend; *HZQ*, ein solcher Schlauch quer mit engem Lumen und Schlußleisten. *DZ*, dunkle Drüsenzellen; *H*, Halbmondgruppen solcher; *C*, Secretrohr vom Hauptschlauch abzweigend; *z*, eine helle Drüsenzelle mit Plasmafortsätzen der kernhaltigen Außenzone.

Fig. 9. Endverästelung eines »hellen« Drüsenschlauches mit fünf Halbmondgruppen. Dasselbe Objekt. Färbung mit alkohol. Mucikarmin. Vergr. 500. *L*, das enge Lumen, welches sich in der Richtung des Pfeiles gegen das Schaltstück zu fortsetzte; *HZ*, helle Zellen, an die Oberfläche des Schlauches reichend; *H*, Halbmonde, bei *a* gegen das Lumen des hellen Zellschlauches zu ausgezogener körniger Zipfel eines Halbmondes; *p*, inneres, körnchenfreies, kernhaltiges Protoplasma; *k*, oberflächliche Körnchenzone einer Halbmondzelle; *sc*, Secretspalten zwischen zwei Halbmondzellen.

Fig. 10. Eine analoge Stelle aus demselben Objekt, gleich behandelt und vergrößert. Die Halbmonde *H* noch schärfer ausgeprägt; sie stehen deutlich mit den teilweise secretgefüllten Gängen *L* zwischen den hellen Zellen in Zusammenhang. *HZ*, helle Zellen an die Membr. propr. grenzend; *HZ'*, von dunklen überlagert; *t*, eine tangential getroffene Halbmondzelle.

Fig. 11. Ein oberflächliches Läppchen von der Submaxillardrüse eines ♀, nicht trächtigen Maulwurfes. Formalin — 95 % Alkohol — ges. Sublimatlösung. Pyrogallolfärbung. Vergr. 150. *HZL*, verästelte Drüsengänge schwarz gefärbt; *EA*, Endalveolen stark vacuolisiert; *Sp*, Speichelrohr; *M*, Bindegewebshülle.

Fig. 12. Querschnitt durch einen Drüsenschlauch der Glandula retrolingualis vom ♂ Maulwurf. Fix. in Alkohol-Formalin, Färbung mit alkohol. Mucikarmin. Schleimkörnchen in den Drüsenzellen. Vergr. 720.

Untersuchungen über Eibildung bei Cladonemiden und Codoniden.

Von

Hermann Müller
aus Altona.

Mit Tafel III—V.

Einleitung.

Die vorliegende Arbeit behandelt die Oogenese einiger Anthomedusenarten aus den Familien der Cladonemiden und Codoniden. Es sind darin in erster Linie die Umbildung der Keimzelle zur Eizelle, die damit in engster Verbindung stehenden Ernährungsvorgänge, ferner, soweit wie möglich, auch die Reifungserscheinungen des Eies berücksichtigt worden. Auf die Frage nach dem Ursprung der Keimzellen konnte, da die Beobachtungen an losgelösten Medusen gemacht worden sind und die betreffenden Ammenpolypen nur bei einer Art zur Verfügung standen, nur in sehr beschränkter Weise eingegangen werden. Gerade in dieser Hinsicht, daß freilebende Medusenarten untersucht wurden, unterscheidet sich die Arbeit von den meisten der zahlreichen, zum Teil sehr ausführlichen Abhandlungen, die in neuerer Zeit die Eibildung bei Hydroiden zum Gegenstand haben, sich aber fast ausnahmslos mit Hydroidenarten beschäftigen, welche sessile Gonophoren erzeugen. Wie zu erwarten war, ergaben sich dabei in diesen Vorgängen zum Teil recht wesentliche Übereinstimmungen bei Medusen und verwandten Hydroiden mit festsitzenden Gonangien, obwohl anderseits auch bei einigen Medusenarten, die im System einander ziemlich nahe stehen, nicht unwesentliche Verschiedenheiten hervortraten.

Auf eine gewisse Vollständigkeit in der Behandlung der Arten mußte bei der Größe der Medusenfamilien, denen die untersuchten Species angehören, und bei der Schwierigkeit der Beschaffung des Materiales von vornherein verzichtet werden, ebensowenig konnte bei

einzelnen Medusen die ganze Reihe der Entwicklungsprozesse des Eies Berücksichtigung finden, da nur bestimmte Stadien zur Beobachtung vorlagen.

Das Material für die Untersuchungen verdanke ich in erster Linie der Kgl. Biologischen Anstalt in Helgoland, ferner Herrn Prof. Dr. MAASS in München und Herrn E. GUNDELACH in Gehlberg in Thüringen.

Die erste Anregung zu der Arbeit empfing ich durch Herrn Geheimrat Prof. EHLERS, dem ich hierfür, sowie für das der Arbeit entgegengebrachte Interesse meinen verbindlichsten Dank aussprechen möchte. Ganz besonders verpflichtet bin ich in dieser Hinsicht Herrn Prof. Dr. C. HARTLAUB, dem ich für die wesentliche Förderung, die ich von ihm durch Überlassung wertvollen Materiales, durch zahlreiche Anregungen und Literaturnachweise erhalten habe, hierdurch herzlichst danken möchte. Ebenso möchte ich dem Leiter der Kgl. Biologischen Anstalt, Herrn Prof. Dr. HEINCKE, für die Überlassung eines Arbeitsplatzes meinen ergebensten Dank sagen, wie vor allem auch Herrn Museumsdirektor Prof. Dr. LEHMANN, der mir durch Gewährung eines Arbeitsplatzes im Städtischen Museum zu Altona erst die Möglichkeit zur Ausführung und Vollendung der Arbeit gegeben hat.

Material und Methoden.

Über die Konservierung des benutzten Materiales soll bei der Besprechung der einzelnen Arten noch das Nähere gesagt werden. Erwähnen will ich vorläufig nur, daß sich die Konservierung in Formol, wie schon von andrer Seite bemerkt worden ist, als am wenigsten vorteilhaft erwies, während die Fixierungen mit Sublimat, Pikrinschwefelsäure, Pikrinessigsäure, Chromessigsäure und HERMANNscher Flüssigkeit günstigere Resultate lieferten. In bezug auf die Erhaltung der Kernstrukturen zeichnete sich ganz besonders die zuletzt genannte Fixierungsmethode aus.

Von der Konservierung der Objekte waren die angewandten Färbemethoden wesentlich abhängig. Am allgemeinsten verwendbar erwies sich die Färbung mit Eisenhämatoxylin, die nach den Angaben von HEIDENHAIN in verschiedener Zeitdauer (die Objekte blieben in der Beize etwa 2 Stunden, in der Hämatoxylinlösung 3—24 Stunden) angewandt wurde. An mit HERMANNscher Flüssigkeit behandelten Objekten wurde dabei eine Vorfärbung mit Bordeauxrot und eine Nachfärbung mit Thionin mit gutem Erfolg angewandt. Sonst wurden die Objekte erst häufig in toto mit Boraxkarmin vorgefärbt, die Schnitte dann mit Eisenhämatoxylin behandelt und mit Orange G, Eosin, oder einem

Gemisch von Säurefuchsin-Orange G (in letzterem nur wenige Sekunden) nachgefärbt. Bei einigen Medusen, von denen mir Material in größerer Menge zur Verfügung stand, lieferte auch die von LABBÉ (57) zum Studium der »Pseudozellen« besonders empfohlene BENDAsche Safranin-Lichtgrünfärbung gute Resultate. An einigen mit Sublimat fixierten Objekten wurden Versuche mit der Triacidgemischfärbung von EHRLICH-BIONDI-HEIDENHAIN nach der von M. HEIDENHAIN gegebenen Vorschrift gemacht.

Die Dicke der Schnitte betrug $2^1/_2$—4 μ.

Cladonema radiatum Duj.

Die Geschlechtsverhältnisse bei *Cladonema radiatum* sind bereits von verschiedenen Autoren, am eingehendsten von HARTLAUB, behandelt worden. Seine ausführlichen Mitteilungen über den äußeren und inneren Bau der Gonade und über die Entwicklung der Geschlechtsprodukte innerhalb derselben kann ich in den wesentlichen Punkten durchaus bestätigen, so daß ich seinen Beobachtungen über diesen Gegenstand nur wenig hinzuzufügen habe. In einer Hinsicht möchte ich allerdings seinen Ausführungen widersprechen, nämlich in der von ihm geäußerten Vermutung, daß vielleicht bei den Cladonemiden die Keimzellen dem Entoderm entstammten. HARTLAUB stützt diese Annahme in erster Linie auf das Vorhandensein gewisser eigentümlicher zellkernartiger Gebilde, die sich im Entoderm von *Cladonema* und *Eleutheria dichotoma* vorfinden und in ihrer Färbbarkeit an das Verhalten gewisser Keimzellenstadien erinnern.

»Man findet«, sagt HARTLAUB an der betreffenden Stelle[1], »im Entoderm der Magenhöhle unter den gewöhnlichen Nährzellen tief gefärbte Körper, welche mit einer Menge noch tiefer gefärbter Kugeln gefüllt sind. Zwischen diesen Kugeln glaubt man in vielen Fällen deutliche Zellgrenzen wahrzunehmen, so daß dann also die besagten Körper als Zellhaufen und die Kugeln als Kerne aufzufassen sein würden. Das eventuell als Zelle zu betrachtende Gebilde gleicht in Größe und Färbung täuschend den jungen Keimzellen. Zuweilen liegen einzelne frei neben dem Zellhaufen, wie von diesem abgelöst. Auch findet man gelegentlich unzweifelhafte Eizellen im Entoderm. Ferner sind die betreffenden entodermalen Zellhaufen stets in ihrer Lage an die Sexualprodukte geknüpft. Dieses Verhältnis zeigt sich namentlich eklatant bei den allerjüngsten Exemplaren, bei denen der oberste Abschnitt des

[1] HARTLAUB, Zur Kenntnis der Cladonemiden (39, S. 657).

Manubriums noch keine Geschlechtsprodukte entwickelt. Hier entbehrt auch das Entoderm jener Zellhaufen fast vollständig, an denen es später ebenso reich ist wie das übrige; das dorsale Entoderm aber bleibt immer fast ganz frei von ihnen.«

Was diese von HARTLAUB erwähnten zellartigen Gebilde anbelangt — sie treten bei *Cladonema* ungleich häufiger und typischer auf als bei *Eleutheria* —, so habe auch ich sie in großer Menge gefunden und allerdings vorwiegend nur an mit Formol konserviertem Material, näher untersuchen können. Bei älteren Exemplaren von *Cladonema* zeigen sich bei Färbung mit Eisenhämatoxylin und kurzer Nachfärbung mit Fuchsin-Orange G die betreffenden Kugeln tief schwarz gefärbt, meist in größerer Menge eingebettet in eine kugelförmige oder ovoide Masse, die sich, wie auch HARTLAUB erwähnt, von den übrigen (karminrot gefärbten) Zellbestandteilen durch ihre dunklere (dunkelrote) Färbung auszeichnet. Um die einzelnen Kugeln befindet sich nicht selten eine helle kreisförmige Zone, so daß diese Gebilde leicht das Aussehen von Zellhaufen erwecken können. Bei Anwendung stärkster Vergrößerungen bin ich jedoch zur Überzeugung gelangt, daß es sich bei diesen Kugeln um granulöse Ausscheidungsprodukte von Drüsenzellen handelt, wie solche in ähnlicher Form bei allerdings den Medusen recht fernstehenden Tieren schon beobachtet worden sind[1] und wie ich sie selbst, allerdings nur bei Färbung mit dem EHRLICH-BIONDI-HEIDENHAINschen Triacidgemisch hervortretend, in Entodermzellen des Manubriums von *Steenstrupia galanthus* gesehen habe.

Für die Annahme, daß diese Kugeln samt der dunkelgefärbten ovalen Masse, in der sie liegen, Ausscheidungsprodukte von Zellen sind, spricht besonders der Umstand, daß die ganze ovale Masse meist sehr scharf begrenzt und nicht selten durch eine schmale ungefärbte Zone von dem übrigen Teile der Entodermzelle getrennt ist, an deren dem Manubriumhohlraum zugekehrten Ende sie sich befindet (Fig. 2). Auch sieht man nicht nur einzelne Kugeln, wie HARTLAUB erwähnt, sondern mitunter auch die ganzen ovalen Gebilde frei in der Magenhöhle liegen und kann in manchen Entodermzellen den scharf umschriebenen Hohlraum sehen, in dem das betreffende, durch Secretion oder die Wirkung des Schneidens daraus entfernte Gebilde gelegen hat.

Auch der Umstand, daß diese »Zellhaufen« erst bei Medusen mit vollentwickelter Gonade in größerer Menge vorhanden sind, scheint mir

[1] M. HEIDENHAIN, Beiträge zur Kenntnis der Topographie und Histologie der Cloake und ihrer drüsigen Adnexa bei den einheimischen Tritonen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXV, 1890.

auf eine direkte Beziehung dieser Bildungen zu den Sexualzellen nicht hinzudeuten, höchstens darauf, daß die secernierende Tätigkeit der dieselben produzierenden Drüsenzellen gerade während der Zeit der Geschlechtsreife, als einer Periode gesteigerten Stoffwechsels, besonders lebhaft ist, und daß diesen Zellen vielleicht eine ernährende Funktion in bezug auf die Sexualzellen zufällt. Ist doch eine besondere Ausgestaltung der Entodermzellen innerhalb des von der Gonade bedeckten Teiles des Manubriums eine bei Anthomedusen keineswegs selten vorkommende Erscheinung[1]. Übrigens finden sich bereits in ganz jungen *Cladonema*-Exemplaren mit völlig unentwickelter Gonade unter den gewöhnlichen Entodermzellen langgestreckte, dunkler gefärbte Zellelemente, die sich durch alveolären Bau auszeichnen. Da sich in diesen an dem der Magenhöhle zugekehrten Ende vielfach Anfänge von Granulabildung zeigen, so sind dieses höchstwahrscheinlich dieselben Drüsenzellen, die später den »Zellhaufen« ihre Entstehung geben. Der Umstand, daß sich ähnliche Zellen auch in den Hydranthen der *Cladonema*-Polypen vorfanden, weist mich darauf hin, daß diese Drüsenzellen mit ähnlichen an Hydranthen andrer Hydroiden, z. B. *Eudendrium racemosum*, *Tubularia crocea*, *Corymorpha pendula*, bereits beobachteten und beschriebenen eine nahe Verwandtschaft besitzen[2]. Auch werden im weiteren Verlaufe der Arbeit bei verschiedenen der behandelten Medusen ähnliche Drüsenzellen erwähnt werden, die sich vorwiegend in dem von der Gonade umgebenen Teile des Manubriums finden. Allerdings tritt bei keiner dieser andern Medusen darin eine Bildung von Granula auf, die wie bei *Cladonema* und *Eleutheria* in besonderer Weise eine Affinität zu Eisenhämatoxylin aufweisen.

Alles in allem möchte ich der von Weismann vertretenen Meinung beipflichten, daß bei *Cladonema* und auch bei *Eleutheria* die Geschlechtsprodukte dem Ectoderm des Manubriums entstammen, da ich ein Auftreten von Keimzellen im Entoderm und ein Auswandern von Zellen aus dem Entoderm ins Ectoderm nicht habe beobachten können[3].

[1] s. Hartlaub (42, S. 476).

[2] Ähnliche, mit Granulabildung versehene Zellen sind auch von Harm im Entoderm der Planula von *Clava squamata* beobachtet worden (36, S. 159).

[3] Erwähnung verdient vielleicht noch die von Jickeli (Morph. Jahrb. Bd. VIII, 1883, S. 606) ausgesprochene Ansicht, daß bei *Cladonema*-Polypen die Eier in den Armen des zweiten Wirtels entstehen, eine Meinung, die ich bei Untersuchung verschiedener medusenknospentragender Hydranthen nicht bestätigt gefunden habe, und die wohl durch das Vorhandensein besonders deutlich hervortretender kugelförmiger Zellkerne an den Spitzen dieser ungeknöpften Tentakel veranlaßt worden ist.

Ihre Entstehungsperiode fällt, wie WEISMANN nachgewiesen hat, in die Zeit nach der Ablösung der Meduse und beginnt erst, nachdem die Meduse bereits eine Höhe von 1,3 mm erreicht hat. WEISMANN hebt dabei einen Unterschied in der Färbung, der auch mir aufgefallen ist, hervor, daß nämlich die unteren Keimzellen sich wesentlich stärker färben als die oberflächlich gelegenen[1].

Leider habe ich diese Vermehrungsvorgänge der Eizellen nicht näher verfolgen können, da ich teils nur sehr junge losgelöste Medusen zur Untersuchung zur Verfügung hatte (sie entstammten einer Kolonie lebender *Cladonema*-Polypen, die mir Herr GUNDELACH freundlichst überlassen hatte), teils in ihrer Entwicklung schon weit vorgeschrittene Medusen (aus St. Vaast stammend, die ich Herrn Prof. HARTLAUB verdanke). Herr Prof. HARTLAUB war außerdem so liebenswürdig, mir auch Schnittserien zur Verfügung zu stellen, die allerdings leider, da schon vor längerer Zeit angefertigt, für Untersuchungen mit stärksten Vergrößerungen nicht mehr geeignet waren.

An diesen letztgenannten Präparaten habe ich auch Gelegenheit gehabt, den von HARTLAUB zuerst beschriebenen Hermaphroditismus des Tieres zu beobachten. Ein Bild dieser Verhältnisse gibt Fig. 1, eine von Herrn Prof. HARTLAUB mir gütigst zur Verfügung gestellte, bisher noch nicht veröffentlichte Abbildung. Sie zeigt, wie in diesen zwitterigen Gonaden männliche und weibliche Sexualprodukte bunt durcheinander verstreut sind.

Unter den von mir selbst geschnittenen Medusen habe ich hermaphroditische Exemplare nicht gefunden, ein Umstand, der darauf hinweist, daß bei *Cladonema* der Hermaphroditismus vielleicht nur eine temporäre Erscheinung ist, wie ja auch bei einzelnen Hydroiden ein solcher zeitweiser Hermaphroditismus beobachtet worden ist[2].

Bei der Betrachtung der weiblichen Gonaden fällt einem vor allen, namentlich auch im Hinblick auf die sich in diesem Punkte ganz anders verhaltende nahe verwandte *Eleutheria*, die große Anzahl weitentwickelter Eizellen auf, die wahrscheinlich alle nahezu gleichzeitig ihre Reife erlangen, da, wie HINCKS und HOLDWORTH berichten, die Meduse nach erfolgter Eiablage abstirbt. Wie bereits WEISMANN erwähnt, finden sich diese Eizellen nach dem Epithel der Gonade zu, während noch unentwickelte Keimzellen im Innern der Gonade liegen. Die großen Eizellen zeigen eine kugel- oder eiförmige, zuweilen stark in die

[1] WEISMANN (77, S. 159).

[2] KLEINENBERG berichtet z. B., daß *Tubularia mesembryanthemum* zuzeiten nicht selten hermaphroditisch ist. Diese Zeitschr. Bd. XXXV. 1881.

Länge gestreckte Gestalt. Weismann gibt als ihren Durchmesser 90 μ an, während ich an den von Nizza stammenden höchstens 76 μ, an denen von St. Vaast nicht mehr als 55 μ Längendurchmesser beobachtet habe. Sie besitzen einen scharf konturierten, ziemlich großen Kern mit deutlich erkennbarem Fadengerüst und mit einem kugelförmigen, sich mit Eisenhämatoxylin tiefschwarz färbenden Nucleolus, in dem nicht selten Vacuolen zu finden sind. Auch im Protoplasma weitentwickelter Eier machen sich zahlreiche Vacuolen bemerkbar, die infolge ihrer kugelförmigen Gestalt und darin enthaltener, mit Orange G färbbarer Körnchen (jedenfalls deutoplasmatischen Charakters) wohl zu der von Weismann geäußerten Vermutung Anlaß gegeben haben, daß es sich dabei um Kerne absorbierter Nährzellen handle. Ein wirkliches Persistieren von Nährzellkernen im Ei habe ich — ich stimme in dieser Beobachtung mit Hartlaub überein — in keinem Falle bemerken können. Dagegen ist es wohl unzweifelhaft, daß auch hier bei *Cladonema* die größeren Eier auf Kosten schwächerer Oocyten heranwachsen. Fälle, die auf eine solche Absorption kleinerer Eizellen durch größere hindeuteten, habe ich beobachten können, desgleichen auch unverkennbar das bereits von Hartlaub erwähnte Verschmelzen größerer Eizellen; vermag jedoch ausführliche Angaben über diesen Gegenstand nicht zu machen. Im übrigen bekommt man solche Zustände in reifen Gonaden recht selten zu Gesicht, woran wohl hauptsächlich die lose Verteilung der Eizellen in diesen Gonaden die Schuld trägt.

Bilder, die auf eine Auflösung des Keimbläschens in reifen Eiern oder auf eine Ausstoßung der Richtungskörper hindeuten könnten, habe ich in keinem Falle beobachtet. Wahrscheinlich spielen sich diese Vorgänge erst nach erfolgter Eiablage ab.

Eleutheria dichotoma Quatrefages.

(*Clavatella prolifera* Hincks.)

Dank der Gefälligkeit von Herrn E. Gundelach in Gehlberg, der mir aus seinen Aquarien eine größere Anzahl lebender Eleutherien zur Verfügung stellte — die Tiere stammten, soviel ich weiß, von Rovigno —, war ich in der Lage, an einem zahlreichen Material Beobachtungen über diese interessante Meduse anstellen zu können. Es gelang mir, die betreffende Kultur den ganzen Winter über am Leben zu erhalten, wobei eine lebhafte Vermehrung der Medusen durch Knospung stattfand. Anfang Mai traten auch einige *Clavatella*-Polypen auf, die jedoch leider, noch bevor sich Medusen an ihnen entwickelten, zugrunde gingen. Die zu verschiedenen Zeiten konservierten Medusen, die vorwiegend

mit HERMANNscher Flüssigkeit, zum Teil auch mit Pikrinschwefelsäure fixiert wurden, wiesen Geschlechtsprodukte in allen Stadien der Entwicklung auf.

Bevor ich mich zu einer näheren Beschreibung der Geschlechtsverhältnisse von *Eleutheria* wende, möchte ich noch kurz auf einen Umstand hinweisen, der schon von andern Beobachtern, namentlich von HAECKEL hervorgehoben wurde, da er für die Beurteilungen der gewonnenen Resultate nicht unwesentlich ist, nämlich die außerordentliche Variabilität des Tieres. Sie erstreckte sich nicht nur auf die Anzahl der Tentakel[1], sondern auch auf die Stellung und Ausgestaltung derselben[2], sowie das Vorhandensein der an ihrem Grunde befindlichen Augen[3]. Bemerkenswert erscheint mir der Umstand, daß sich die Anomalien in der Tentakelanzahl erst bei den später konservierten Tieren zeigten. Es liegt daher der Verdacht nahe, daß es sich hierbei vielleicht um Degenerationserscheinungen handelt, hervorgerufen durch ungünstige Temperaturverhältnisse und ungeeigneten Salzgehalt des Wassers. Da ähnliche Umbildungen auch im inneren Bau der Tiere mitunter zu bemerken waren, so mußte ich bei der Verwertung der Beobachtungen ganz besonders vorsichtig sein, zumal ich es mit Material zu tun hatte, das bereits einige Zeit unter anormalen Verhältnissen gelebt hatte. Ich habe auf diesen Umstand besonders geachtet und nur solche Exemplare berücksichtigt, bei denen sich im Bau wesentliche auf Degeneration hindeutende Erscheinungen nicht zeigten.

Wie schon QUATREFAGES festgestellt hat, liegt bei *Eleutheria* die Entwicklungsstätte der Eier in einer dorsal gelegenen Bruthöhle. Das Verdienst, den inneren Bau und die ontogenetische Beziehung dieses für *Eleutheria* ganz besonders charakteristischen Organs richtig erkannt zu haben, gebührt HARTLAUB, indem er gegenüber der von HAECKEL vertretenen Anschauung, daß die Bruthöhle dem Stielkanale andrer Medusen gleichzusetzen sei, die Entstehung derselben durch Vereinigung der sechs interradiär gelegenen, von der Glockenhöhle ausgehenden Brutkanäle nachwies[4]. Auf Grund zahlreicher Beobachtungen an den

[1] Statt der normalen Sechszahl konnte ich mitunter 7, 9, 11, an einem mir von Herrn Prof. HARTLAUB zur Verfügung gestellten Präparate sogar 14 Tentakel beobachten.

[2] Die überzähligen Tentakel entsprangen verschiedentlich nicht vom Ringkanal, sondern vom Rücken des Tieres; auch wurden am Rückenepithel einzelner Tiere die Anfänge neu sich bildender Tentakel gefunden. In einem Falle wies ein Tentakel statt der gewöhnlichen Doppelgabelung drei Äste auf, von denen zwei Saugnäpfe, der dritte einen Nesselkopf trug.

[3] Am Grunde der Tentakel beobachtete ich nicht selten an Stelle des normalen einen Auges deren zwei, fand auch den Rücken der Tiere in einzelnen Fällen mit einer Anzahl augenähnlicher dunkler Pigmentflecke bedeckt.

[4] Die Lage dieser Brutkanäle illustriert die mir von Herrn Prof. HARTLAUB gütigst zur Verfügung gestellte Abbildung, Fig. 3 (*sc*).

verschiedensten Entwicklungsstadien kann ich Hartlaubs Ausführungen über diesen Gegenstand in jeder Beziehung bestätigen. Auch ich habe in keinem Falle eine direkte Kommunikation der Brut- und Magenhöhle wahrnehmen können, dagegen verschiedentlich das Vordringen jener vom Glockenkern ausgehenden Wucherungen beobachtet, welche die Brutkanäle liefern. Noch vor Ablösung der Medusenknospe haben die Brutkanäle bereits das Rückenectoderm erreicht. Zu welcher Zeit dann das Eindringen der Brutkanäle zwischen das Rückenectoderm und dorsale Magenentoderm erfolgt, ist individuell sehr verschieden. Meist erfolgt diese centripetale Einwucherung durchaus nicht gleichmäßig von allen Brutkanälen aus, so daß oft die Bruthöhle nur als ein kleiner mit Sexualzellen ausgefüllter Hohlraum am Ende eines Brutkanales vorhanden ist. Da Alter und Größe des Tieres auf die Entwicklung der Bruthöhle scheinbar nur einen sehr geringen Einfluß ausüben[1], so möchte ich Hartlaubs Meinung beistimmen, wenn er die Bruthöhle als ein temporäres Organ bezeichnet, zugleich aber hinzufügen, daß dieselbe, einmal angelegt, nie wieder völlig verschwindet, sondern als ein mit dorsalem und ventralem Epithel ausgekleideter Hohlraum zurückbleibt. Der Ursprung dieses Epithels geht nach alledem, was eben gesagt worden ist, auf Zellen des Ectoderms zurück, und zwar muß dasselbe in seinem dorsalen Teil als eine Fortsetzung des Ectodermüberzuges der Subumbrella, in seinem ventralen Teile als dem Manubriumectoderm gleichwertig angesehen werden.

Mit der Frage nach der Entstehung der Bruthöhle hängt die nach der Herkunft der Keimzellen aufs engste zusammen. — Von Haeckel ist in Anlehnung an Claparède behauptet worden, daß die Eier, in den Seitenwänden des Magens entstehend, erst sekundär in die Bruthöhle hineinwanderten. Hartlaub widerlegt diese Ansicht Haeckels in seiner ersten Abhandlung über *Eleutheria* (38) und äußert darin die Meinung, daß die Bildung der Geschlechtszellen von dem Ende der sechs Sexualkanäle ausgehe, räumt jedoch später nach Untersuchung von *Cladonema radiatum* (39) die Möglichkeit ein, daß bei diesen beiden Cladonemiden die Keimzellen entodermalen Ursprunges seien. Über jene eigentümlichen Zellen, deren Vorkommen Veranlassung zu dieser Annahme gegeben hat, ist bereits oben bei *Cladonema* gesprochen worden. Ich habe sie auch bei *Eleutheria*, und zwar hauptsächlich im mittleren Teil des Magenentoderms, seltener im dorsalen, nie im oralen

[1] In einem Falle konnte ich an einer Medusenknospe bereits die erste Anlage einer Bruthöhle beobachten, während das mütterliche Individuum noch nichts dergleichen zeigte.

Teile desselben beobachten können. Auffällig war mir dabei ein Unterschied, der bei verschiedenen Konservierungen hervortrat. Während bei Fixierung mit Pikrinschwefelsäure die in diesen Zellen vorhandenen, bereits oben erwähnten Granula durch Färbung mit Eisenhämatoxylin oder Safranin als tiefschwarz gefärbte bzw. dunkelrote Körper erschienen, zeigten die betreffenden Zellen bei Fixierung mit HERMANNscher Flüssigkeit und Eisenhämatoxylinfärbung nur kugelförmige Hohlräume, was mir auf eine Auflösung der Granula durch die letztgenannte Fixierungsflüssigkeit hinzudeuten scheint. Da die betreffenden Zellen im übrigen ein ziemlich dunkles Protoplasma und verhältnismäßig großen Kern besitzen, der im unteren Teil des Zellkörpers liegt, so können sie leicht auf Schnitten, die diesen Teil getroffen haben, den Eindruck von Keimzellen erwecken (Fig. 4 *a*, *b*). Nähere Untersuchungen über diesen Gegenstand haben mich jedoch zur Überzeugung geführt, daß weder ein Auswandern dieser Zellen ins Ectoderm, noch eine Umwandlung derselben zu Geschlechtszellen stattfindet. Ich möchte daher an eine Entstehung der Keimzellen aus dem Entoderm nicht glauben, vielmehr in Übereinstimmung mit der von HARTLAUB anfänglich geäußerten Meinung in erster Linie das Epithel der Brutkanäle bzw. Bruthöhle, ferner auch das Ectoderm der Subumbrella (s. Fig. 6 u. 7) als die Ursprungsstätte der Sexualzellen bei *Eleutheria* ansehen. In ganz vereinzelten Fällen habe ich auch im Manubriumectoderm keimzellenähnliche Gebilde beobachten können; ebenso ist es nicht unmöglich, daß vereinzelt Zellen des Rückenectoderms Keimzellen liefern[1].

Wie HARTLAUB nachgewiesen hat, ist bei *Eleutheria* Hermaphroditismus eine nicht selten auftretende Erscheinung. Die Anzahl der hermaphroditischen Exemplare schätzt HARTLAUB auf etwa 12%. Nach meinen Beobachtungen stellt sich der Prozentsatz etwas höher, auf über 25%, und er erscheint noch bedeutender (etwa 35%), wenn man bei der Berechnung nur diejenigen Exemplare berücksichtigt, die überhaupt Geschlechtszellen beherbergen. Für diejenigen Medusen, die vollentwickelte Eier und Planulae aufweisen, kann sogar der Besitz

[1] Für die letztgenannte Annahme spricht z. B. der Umstand, daß ich bei einer jungen Meduse ein dorsal gelegenes Keimlager (Fig. 5 *a*) beobachtet habe, dessen Abgrenzung gegen das Rückenepithel sehr undeutlich war. Auch findet man nicht selten im dorsalen Ectoderm Zellen mit größerem Kern und dunklerem Protoplasma, die jungen Eizellen nicht unähnlich sehen (Fig. 5 *b*). Allerdings sind ähnliche Zellen auch an den Stellen des Ectoderms vorhanden, an denen sich eine Knospe zu entwickeln beginnt.

männlicher Geschlechtsprodukte als fast ausnahmslose Regel gelten. Das Normale ist dabei, daß die weiblichen Geschlechtszellen den männlichen in der Entwicklung voraus sind. Nur in ganz vereinzelten Fällen habe ich eine gegenteilige Beobachtung gemacht. In dem einen dieser Fälle handelte es sich außerdem wahrscheinlich um ein Exemplar, das bereits vorher Eier zur vollständigen Entwicklung gebracht und entleert hatte.

Da sich die allerjüngsten Stadien der männlichen und weiblichen Keimzellen nur sehr wenig voneinander unterscheiden, so ist es mitunter kaum möglich, zu entscheiden, ob man es in dem besonderen Falle mit einem männlichen oder weiblichen Keimlager zu tun hat, und man ist in dieser Hinsicht oft nur auf Schlüsse aus der Lage des betreffenden Gebildes angewiesen. Dabei gilt im allgemeinen die von Hartlaub aufgestellte Regel, daß die weiblichen Keimzellen sich vorwiegend im ventralen, die männlichen im dorsalen Teile der Bruthöhle vorfinden. Für die Bildung der männlichen Geschlechtsprodukte kommt außerdem noch, wie ich in vielen Fällen beobachtet habe, der Ectodermüberzug der Subumbrella in Betracht (wobei die Wucherung durchaus nicht von einem Brutkanal ausgegangen zu sein braucht), und zwar finden sich mit Vorliebe männliche Keimlager in jener kreisförmigen Rinne, die von Velum und Nesselwulst an ihrer Berührungsstelle gebildet wird. In einem einzigen Falle habe ich das Übergreifen eines männlichen Keimlagers von der Bruthöhle auf das Manubriumectoderm beobachten können.

Daß das Spermarium stets nur einen beschränkten Umfang hat, oft nur »ein winziges Fleckchen« darstellt, ist bereits von Hartlaub erwähnt worden. Auf die Beschaffenheit desselben kann hier nicht näher eingegangen werden[1], zumal *Eleutheria* wegen der Kleinheit der Zellelemente für das Studium der Spermatogenese ein wenig günstiges Objekt darbietet. Nur so viel sei noch erwähnt, daß irgendwelche Deckzellen den Spermarien fehlen, und daß daher die Spermatogonien mitunter völlig frei, losgelöst von dem betreffenden Keimlager in der Glockenhöhle des Tieres liegen.

Besser als die Spermatogenese läßt sich die Eientwicklung bei

[1] Die Entstehung eines Spermariums zeigt Fig. 7. Man sieht hier, wie subumbrellare Epithelzellen des Nesselwulstes unter Bildung zahlreicher Caryokinesen in eine lebhafte Wucherung eingetreten sind, wobei die betreffenden Zellen eine stärkere Färbbarkeit des Protoplasmas annehmen und ihr Kern sich vergrößert, indem besonders auch der Nucleolus an Größe zunimmt. Auffällig ist dabei das Auftreten chromatischer Bestandteile zwischen den Zellkernen.

Eleutheria beobachten, da einerseits die Eizellen eine recht erhebliche Größe erreichen, anderseits auch die verschiedenartigsten Stadien der Eibildung, vielfach bei ein und demselben Exemplar unmittelbar nebeneinander liegend, leicht aufzufinden sind. Die Eizellenproduktion ist im Gegensatz zur Spermabildung wesentlich reicher und mitunter so stark, daß die Bruthöhle für die Aufnahme der Eier nicht ausreicht und diese auch noch die Brutkanäle bis in die Höhe des Nesselringes einnehmen. — Die Ovariumbildung beginnt, wie Fig. 5*a* zeigt, mit einer starken Zellwucherung. Zwischen Zellen, die sich in den verschiedensten Stadien der Teilung befinden, sieht man hier einzelne Zellen sich differenzieren, die durch ihren stark färbbaren großen Nucleolus und die Größe ihres Kernes als Oogonien erkennbar sind. Bei dieser Wucherung wird jedenfalls auch das Epithel gebildet, das meist die Eilager überkleidet und aus dem sich die Eier kurz vor ihrer Reife, wahrscheinlich durch Zerreißen desselben, herauslösen. Ein andres Keimlager stellt Fig. 8 dar, das der Bruthöhle eines Tieres entnommen ist, welches bereits ein im Blastulastadium befindliches Ei in sich beherbergte. Man sieht in diesem Keimlager, das von einer dunkel gefärbten Epithelschicht überkleidet ist, neben einzelnen noch ganz kleinen Zellkernen, die vielleicht noch indifferentes Zellmaterial darstellen, andre, die Caryokinesen zeigen, und schließlich auch solche, die sich bereits zu Oogonien umgebildet haben. Bemerkenswert ist der syncytiale Charakter, den dieses Keimlager aufweist, indem darin Zellgrenzen so gut wie gar nicht zu erkennen sind. Bei weiter entwickelten Ovarien treten dagegen diese Zellgrenzen deutlich hervor. Man sieht dann die Oocyten dicht aneinander gepreßt nebeneinander liegen, indem auch jetzt noch eine nicht unerhebliche Verschiedenheit in der Zellgröße zutage tritt. Das Protoplasma der Oocyten erscheint in diesem Stadium fast homogen, und nimmt bei Präparaten, die mit Hermannscher Flüssigkeit fixiert und mit Eisenhämatoxylin behandelt sind, eine ziemlich intensive graublaue Farbe an.

Es beginnt jetzt in den Ovarien die Scheidung zwischen den wenigen Zellen, welche wirklich zu Eiern heranwachsen, und der großen Masse der übrigen Zellen, die nur als Nährmaterial Verwendung finden. Der Kern einer solchen entwicklungsfähigen Eizelle hebt sich von denen seiner Umgebung durch seine Größe und die stärkere Färbbarkeit des ebenfalls vergrößerten Nucleolus, ferner auch dadurch hervor, daß durch Auflösung des Fadengerüstes in einzelne Partikel sein Inhalt ein feinkörniges Aussehen erhält. Das Protoplasma des Eies nimmt anfangs eine dunklere Färbung an, indem ebenfalls eine starke Granula-

bildung in seinem Innern erfolgt, bekommt aber später allmählich eine netzartige Struktur, wobei in den aus sehr feinen Fäden bestehenden Maschen des Netzes kugelförmige Körnchen auftreten, die sich in den nach der obengenannten Methode behandelten Präparaten gelblichgrau, zum Teil auch schwarz färben und die Rolle von Dottersubstanzen spielen[1]. Dabei erfährt der Eikörper eine erhebliche Größenzunahme, die darauf zurückzuführen ist, daß die umgebenden Oocyten zerstört und von ihm assimiliert werden.

Die Art und Weise, wie diese Assimilation der Nährzellen erfolgt, erinnert bei *Eleutheria* ganz außerordentlich an die Absorptionsvorgänge, welche Chas. W. Hargitt (35) an den Eiern von *Pennaria cavolinii* beobachtet hat. Ebensowenig wie bei *Pennaria cavolinii*, kann man auch bei *Eleutheria* von einem Einverleiben der ganzen einzelnen Nährzellen in den Körper des Eies sprechen oder ein Persistieren ihres Kernes im Eiprotoplasma bemerken, wie es von gewissen Hydroiden bekannt ist und auch im folgenden von andern Medusen beschrieben werden wird. Vielmehr lösen sich bei *Eleutheria* ähnlich wie bei *Pennaria cavolinii* die Nährzellkerne vor der Zellabsorption auf, während das Nährzellplasma eine Umwandlung in den Zustand des Eiplasmas erfährt.

Der an den einzelnen Nährzellen zutage tretende Degenerationsprozeß, der schon bei andern Hydroiden von verschiedenen Beobachtern in ähnlicher Weise geschildert worden ist, beginnt damit, daß in ihren Kernen das Fadengerüst seine Verbindung mit dem Nucleolus verliert, wobei die einzelnen Chromatinfäden unter erheblicher Verkürzung stark an Dicke zunehmen. Um den Nucleolus bildet sich dabei eine helle Zone, die in keiner Weise färbbar ist. Der Nucleolus selbst, der anfangs stark färbbar war, verliert seine Affinität zu Chromatinfarbstoffen, wie Eisenhämatoxylin und Safranin, immer mehr, während sich in seinem Innern große Vacuolen bemerkbar machen. Schließlich geht seine kugelförmige Gestalt verloren, er streckt sich in die Länge und löst sich in einzelne Brocken auf. — Hand in Hand damit geht ein Dünnerwerden der Chromatinfäden und eine Auflösung der Kernmembran, während auch die Zellwand zu verschwinden beginnt. Ist die Auflösung der Zellwand vollendet, so sind meist nur noch Bruchstücke des Zellkernes und des Nucleolus vorhanden, und das Cytoplasma

[1] Krohn (55, S. 163) beschreibt den Dotter »als eine körnige in auffallendem Lichte mattweiße Masse, in der sich eine Anhäufung von einzelnen größeren, anscheinend soliden Körperchen, denen etwas kleinere kugelrunde, wie rotbraune Öltropfen aussehende Bläschen beigemengt waren, unterscheiden läßt«.

der Nährzelle hat unmerklich die Beschaffenheit des Eiprotoplasmas angenommen.

Merkwürdig ist ein Umstand, der in ähnlicher Weise auch von GRÖNBERG betreffs *Tubularia coronata* erwähnt wird, bei *Eleutheria* aber ganz besonders typisch hervortritt, daß nämlich nicht nur Zellen, deren Wände zu verschwinden beginnen, sondern auch solche, deren äußere Umgrenzung noch gänzlich intakt ist, ja sogar solche, die von der absorbierenden Eizelle noch durch andre Zellen getrennt sind, Anzeichen einer beginnenden Degeneration im Kern zeigen. Die Erscheinung ist bei *Eleutheria* so charakteristisch, daß man beim Durchmustern von Schnittserien durch das Auftreten solcher degenerierender Zellkerne darauf aufmerksam gemacht wird, daß auf einem der nächsten Schnitte das Ende einer Eizelle sich befinden wird. Worum es sich bei dieser »zerstörenden Fernwirkung des Eies« handelt, ob um chemische Einwirkung desselben auf seine Umgebung oder mechanische, vielleicht Druckwirkungen innerhalb des durch das Rückenepithel in seiner Ausdehnung stark beengten Ovariums, dürfte schwer festzustellen sein. Ebenso läßt es sich kaum mit Sicherheit ermitteln, wodurch die Differenzierung der anfangs gleichwertigen Ovarialzellen in Eier und Nährzellen bedingt wird. Da die Lage der Oocyten innerhalb der Bruthöhle hierauf nur einen geringen Einfluß zu haben scheint, spielt vielleicht das Alter der einzelnen Zellen, die mehr oder minder frühe Zeit ihres Auftretens, dabei eine entscheidende Rolle.

Um ein Bild von der Größenzunahme des Eies während der Absorption der Nährzellen zu geben, sei noch erwähnt, daß eine Oocyte mittlerer Größe einen Zelldurchmesser von etwa 0,013 mm, einen Kerndurchmesser von etwa 0,007 mm aufweist, während an dem Querschnitt eines nahezu reifen Eies die Länge von 0,14 mm, eine Breite von 0,072 mm gemessen wurde, während der Kern allein einen Durchmesser von etwa 0,025 mm besaß.

Die Veränderungen, die der Zellkern während der Entwicklung und Reifung des Eies bei *Eleutheria* durchmacht, ist von den bei andern Hydroiden (z. B. von BRAUER bei *Hydra* [11]) beobachteten gleichartigen Vorgängen wenig verschieden. Das Zurücktreten des Fadengerüstes im Eikern ist bereits oben erwähnt worden. Ebenso habe ich den von BRAUER und andern Forschern erwähnten Zerfall des Nucleolus in mehrere Teilstücke verschiedentlich beobachten können (s. Fig. 9*a*). — Eine von den normalen Verhältnissen etwas abweichende Erscheinung bietet der in Fig. 9 *b* abgebildete Kern eines ziemlich weit entwickelten Eies durch das starke Hervortreten des Fadengerüstes und die helle

Färbung seines Nucleolus. Ob die starke Schrumpfung seiner Kernmembran ein durch die Konservierung hervorgerufenes Kunstprodukt oder ein Zeichen der beginnenden Auflösung ist, will ich nicht entscheiden. — Daß eine völlige Auflösung des Keimbläschens vor dem Beginn der Reifungsteilungen auch bei *Eleutheria* eintritt, ist sicher, da in einem Falle, wo ich die Ausstoßung des ersten Richtungskörpers beobachten konnte, keine Spur von einem Kern innerhalb des Eies zu bemerken war. Die Richtungsspindel, von tonnenförmiger Gestalt, entbehrte auch hier (wie dies schon an Vertretern der verschiedensten Tiergruppen beobachtet worden ist) jeder Polstrahlung und war senkrecht gegen die Oberfläche des Eies gerichtet. Die Anzahl der Chromosomen, welche die Anordnung in der Äquatorialplatte zeigten, überstieg nach meiner Schätzung nicht die Zahl 6. Über die Ausstoßung des zweiten Richtungskörpers, wie über die Befruchtung des Eies vermag ich Angaben nicht zu machen. Daß Selbstbefruchtung zustande kommt, wie auch HARTLAUB annimmt, ist mir bei der großen Zahl der Fälle, in denen ich bei Eleutherien mit weitentwickelten Eiern Hermaphroditismus nachweisen konnte, ziemlich wahrscheinlich, zumal bei der geringen Menge der produzierten Spermatozoen eine Übermittlung derselben durch das Seewasser als ziemlich ausgeschlossen erscheint und eine Vereinigung von Tieren, die auf einen Begattungsakt hätte hindeuten können, von mir niemals beobachtet worden ist.

Über die Entwicklung der Embryonen, die man gleich den der Reife nahen Eiern völlig frei in der Bruthöhle liegend findet, seien nur einige kurze Mitteilungen gemacht. Es bildet sich zunächst eine großzellige Blastula von ziemlich langgestreckter Form, deren Blastomeren noch einen gleichen Reichtum an Dotterkugeln aufweisen wie das ungefurchte Ei. Die in diesem Stadium vorhandene Furchungshöhle verschwindet bald. Es kommt zur Bildung einer zweischichtigen Planula, die, wie schon KROHN bemerkt, am einen Ende etwas zugespitzt ist, und die am stumpferen Ende etwas längere Ectodermzellen enthält als am entgegengesetzten. Wie HARTLAUB nachgewiesen hat, finden sich im Entoderm dieser Planula zahlreiche Nesselzellen, eine Erscheinung, die nicht vereinzelt dasteht, sondern auch von HARM an der Planula von *Clava squamata* (36, S. 159) und von WULFERT bei *Gonothyraea loveni* (79, p. 316) beobachtet worden ist. Auf diesem Stadium der Entwicklung verläßt der Embryo den mütterlichen Körper. Nach KROHN soll sein Austritt durch Zerreißen des Rückenepithels erfolgen, worauf auch Verletzungen, die ich verschiedentlich in diesem Epithel beobachtet habe, hindeuten. Über die Weiterentwicklung der Planula

vermag ich keine Mitteilungen zu machen. Sie scheint auch im Aquarium — meine Beobachtungen stimmen in dieser Hinsicht mit denen des Herrn GUNDELACH überein — nur zu ganz bestimmten Zeiten des Jahres, nämlich im April und Mai, selten noch im Juni, bis zur Bildung des *Clavatella*-Polypen fortzuschreiten.

Margelopsis haeckeli Hartlaub.

Margelopsis haeckeli, eine in vieler Hinsicht, z. B. durch den Besitz eines schwimmenden Ammenpolypen, interessante Medusengattung, bietet für das Studium der Oogenese dadurch ein besonders geeignetes Objekt, daß ihre Eier am Manubrium ihre Entwicklung bis zum Actinulastadium durchlaufen. Von HARTLAUB, der diese Species im Jahre 1897 entdeckte, wurde sie anfangs als eine Zwischenstufe zwischen Codoniden und Margeliden aufgefaßt, später jedoch den echten Codoniden zugerechnet und in die Nähe der Tubulariden gestellt, zu denen *Margelopsis* durch die Form ihres Polypen nahe Beziehungen aufweist. Wenn ich trotzdem diese Meduse für sich getrennt behandle und sie an die Spitze der hier besprochenen Codoniden stelle, möchte ich dies damit rechtfertigen, daß die Abweichungen, die diese Art von den eigentlichen Tubulariden, *Hybocodon* und *Ectopleura* namentlich auch in bezug auf die Eibildung aufweist, durchaus nicht unwesentliche sind, daß anderseits verschiedene Erscheinungen, die bei der Oogenese dieser Meduse hervortreten, sich auch bei andern der behandelten Arten, z. B. bei *Steenstrupia galanthus*, wiederfinden werden.

Gut konserviertes Material von *Margelopsis haeckeli*, das in bezug auf Größe und Gonadenbildung sowie Entwicklungsstadien der Eier und Embryonen eine große Mannigfaltigkeit zeigte, verdanke ich der Biologischen Anstalt auf Helgoland. Es war im August 1899 bei Helgoland gefangen und mit Chromessigsäure fixiert worden.

Merkwürdigerweise fand ich unter sämtlichen geschnittenen Exemplaren nicht ein einziges, welches ausgesprochen männliche Geschlechtscharaktere oder auch nur eine deutlich hervortretende Spermaentwicklung gezeigt hätte. Da anderseits unter den verschiedenartigen Zellelementen, mit denen, wie später noch erwähnt werden soll, die Gonaden im vollentwickelten Zustand angefüllt sind, sich solche vorfinden, die infolge ihrer Kleinheit und der Form ihrer chromatischen Bestandteile an Spermatiden erinnern, so möchte ich es nicht für ausgeschlossen halten, daß bei *Margelopsis haeckeli* Hermaphroditismus vorkommt. Ich muß allerdings zugeben, daß die betreffenden Zellelemente in den Gonaden ziemlich spärlich vertreten waren, daß ich ferner jenes Neben-

einander der verschiedensten Entwicklungsstadien, wie es sonst Stellen männlicher Geschlechtszellenproduktion meistens kennzeichnet, hier nicht beobachtet habe.

Die Gonade verteilt sich bei *Margelopsis* vornehmlich auf die beiden untersten Drittel des Manubriums und reicht bis in die Nähe der Mundöffnung. In dem oberen gonadenfreien Drittel besteht, wie HARTLAUB hervorhebt[1], das Entoderm »aus großen wasserhellen Zellen, die, von einem sehr dünnen Ectoderm bedeckt, durchscheinen und bewirken, daß das Manubrium ganz im Gegenteil zu seinen unteren zwei Dritteln in dieser Partie klar und unpigmentiert erscheint. In der Gonadenregion enthält das Entoderm zahlreiche farbige Einschlüsse, und ist daher, sowie infolge der Gonade das Magenrohr in diesem Teile undurchsichtig und braungrau gefärbt«.

Auch bei geschnittenem Material tritt diese Beschaffenheit des Manubriumentoderms hervor. Während im oberen Teile des Magenrohres das Plasma der Entodermzellen ungefärbt bleibt, zeigen im mittleren Teile die Zellen zahlreiche Einschlüsse von unregelmäßiger Form, die mit Hämatoxylin und Plasmafarbstoffen färbbar sind; in der unmittelbaren Umgebung der Mundöffnung wiederum weist der Zellinhalt eine mehr homogene Beschaffenheit auf, und nimmt namentlich in dem nach innen gelegenen Teile der Zellen Boraxkarmin und Plasmafarbstoffe in geringer Menge an.

Nicht unerwähnt will ich lassen, daß sich im Entoderm des Manubriums besonders häufig bei jüngeren Exemplaren langgestreckte Zellen finden, die sich durch ihre starke Färbbarkeit und die Größe ihres Kernes vor den gewöhnlichen Entodermzellen auszeichnen. Bei einer gewissen Ähnlichkeit, welche diese Zellen namentlich dort, wo man sie im Querschnitt sieht, mit jungen Keimzellen zeigen, läge der Gedanke an in Wanderung begriffene Urkeimzellen ziemlich nahe (s. Fig. 12), wenn diese Zellen nicht durch ihre Größe und etwas stärkere Färbbarkeit des Protoplasmas die jüngsten Stadien der Keimzellen überträfen. Ich möchte sie daher als Drüsenzellen ansprechen und, ohne allerdings die Entstehung der Medusenknospen untersucht zu haben, als die Keimstätte der Geschlechtszellen bei *Margelopsis* das Ectoderm des Manubriums ansehen.

Hier findet man bei jüngeren Exemplaren zahlreiche Keimzellen, die, von einer geringen Plasmamenge umgeben, einen runden feinkörnigen Kern mit deutlich erkennbarem, häufig Vacuolen zeigenden

[1] HARTLAUB (42, S. 483).

Nucleolus besitzen (Fig. 12). Sie übertreffen um ein Geringes die gewöhnlichen Ectodermzellen an Kerngröße und haben auch einen etwas stärker färbbaren Nucleolus als diese. Schon auf einem frühen Stadium der Gonadenentwicklung macht sich eine Differenzierung unter den Keimzellen bemerkbar. Während die einen ihre homogene körnige Kernstruktur behalten, erscheint bei andern um den Nucleolus ein heller Raum, der auch mit Plasmafarbstoffen nicht färbbar ist, während die dritte Art erheblich an Größe des Kernes und Plasmaleibes zunimmt. Der Kern wird in diesem Falle heller (mit Orange G schwach färbbar), die gleichmäßige Struktur des Kerninnern macht einem deutlichen Fadenwerk Platz, welches von dem Nucleolus ausgeht, der ebenfalls an Größe zugenommen und an Affinität zu Eisenhämatoxylin verloren hat. Diese letztere Art von Zellen ist es, die zunächst dazu bestimmt ist, Eizellen zu liefern, während die zweite Sorte in dem Zurücktreten des Fadengerüstes vom Nucleolus wohl bereits den Anfang eines Degenerationsprozesses erkennen läßt und wahrscheinlich zuerst der Vernichtung anheimfällt, um von den Eiern als Nahrung aufgenommen zu werden (s. Fig. 13).

Alle drei Arten von Keimzellenstadien findet man häufig in Gonaden nebeneinander, wie überhaupt ältere Gonaden eine außerordentliche Mannigfaltigkeit in bezug auf die darin enthaltenen Gebilde aufweisen. Neben Embryonen, die sich bereits im Actinula- oder Planulastadium befinden, sieht man hier Eier in mehr oder weniger weit vorgeschrittenen Entwicklungsstadien. Daneben befinden sich Urkeimzellen, die noch undifferenziert auf sehr frühen Entwicklungsstufen stehen geblieben sind. An andern Stellen, mitunter in nächster Umgebung fast reifer Eier, finden sich sehr kleine Zellkerne ohne Plasmaumgebung mit stark färbbarem Nucleolus, die nicht selten caryokinetische Figuren zeigen und, wie bereits oben erwähnt, zum Teil vielleicht Spermatocyten darstellen. Verschiedentlich sieht man auch Haufen in der Entwicklung zurückgebliebener Oocyten, welche in Degeneration begriffen sind und eine Umwandlung zeigen, die zuerst von LABBÉ[1] bei *Myriothela* und *Tubularia* beobachtet und mit dem Namen Plasmolyse bezeichnet worden ist. Das Endziel dieses Vorganges, der später bei Besprechung der Ernährungsvorgänge des Eies, für die er besonders wichtig ist, noch näher Erörterung finden soll, ist die Umwandlung dieser Zellen in dunkelgefärbte Körper, die durch ihre kugelförmige Gestalt und gleichmäßige Färbung durchaus den Anschein von Flüssigkeitstropfen

[1] LABBÉ (57, S. 11).

erwecken. Nicht zu verwechseln mit diesen Tropfen sind andre bedeutend kleinere, auch etwas anders gefärbte, die sich in größerer Menge in unmittelbarer Nähe der Stützmembran finden und vielleicht durch diese hindurch von Entodermzellen ausgeschieden werden. Daß auch diesen letzterwähnten Tropfen eine Bedeutung für die Ernährung der Eizellen zukommt, ist wohl anzunehmen[1].

Die ersten Anzeichen für die weitere Entwicklungsfähigkeit einer Keimzelle habe ich bereits oben angeführt und als solche ein Größerwerden des Kernes, ein Hervortreten des Fadenwerkes in ihm und eine Abnahme der Tinktionsfähigkeit des Nucleolus angeführt. Daß allerdings auch von den so ausgezeichneten Zellen nicht alle die volle Entwicklung zum Ei durchmachen, sondern auch unter ihnen noch eine Selection stattfindet, ist sicher. Schon der Umstand, daß in den jüngeren Entwicklungsstadien fast stets mehrere solcher Zellen in unmittelbarer Nähe aneinander liegen und ihre Zellgrenzen nicht immer scharf ausgeprägt sind, macht es wahrscheinlich, daß, wie schon bei andern Hydroiden beobachtet worden ist, eine Verschmelzung mehrerer solcher Zellen zu einem Syncytium oder, wie Labbé (57, S. 6) meint, einem Plasmodium vorkommt, wobei nur der Kern der einen Zelle persistiert. Ebenso habe ich die Absorption solcher Zellen durch weiter vorgeschrittene Eier, in deren Nähe sie lagen, beobachten können.

An den Eiern selbst tritt während der ersten Zeit ihrer Entwicklung zunächst eine starke Vergrößerung ihres Plasmaleibes ein, wobei die innere Beschaffenheit zunächst keine Veränderung erfährt, dagegen die schon vorher hervortretende amöboide Form des Zellkörpers wesentlich charakteristischer wird, indem große lappige Pseudopodien an ihr hervortreten. Das Plasma, anfangs vollständig homogen, mit Orange G und Eisenhämatoxylin schwach färbbar, ändert diese Beschaffenheit erst, nachdem die Eizelle bereits eine bedeutende Größe erlangt hat, indem jetzt im Innern des Eiplasmas, häufig von einer Vacuole umgeben, kugelförmige Gebilde auftreten, die mit Eisenhämatoxylin eine

[1] Nicht unerwähnt will ich lassen, daß ich in der Gonade und besonders häufig in der Nähe sich entwickelnder Eier eigentümliche Gebilde gefunden habe, die aus einem dunkleren halbmondförmigen Körper bestanden, auf dessen konkaver Seite sich ein kleinerer hellerer Körper befand, der das Aussehen eines kleinen Kernes ohne Nucleolus besaß. Über die Bedeutung dieser Gebilde, die sich auch in der Epithelschicht eines bereits aus der Gonade hervorgewölbten Eies (Fig. 17 *hk*), sowie ganz vereinzelt im Entoderm (hier jedoch nur in unmittelbarer Nähe der Stützmembran) vorfanden und die ich bei keiner andern Meduse beobachtet habe, vermag ich Angaben nicht zu machen. Daß es sich dabei um Nesselzellen handelt, halte ich für ausgeschlossen.

tiefschwarze Farbe annehmen. HARTLAUB, der diese Gebilde zuerst beobachtet hat, gibt der Vermutung Ausdruck, daß es sich hierbei um eingelagerte algenartige Körper handelt. Wie später noch näher ausgeführt werden soll, spielen diese Gebilde jedoch für das Ei die Rolle von Dottersubstanzen und sind in ihrer Bildung und Bedeutung durchaus jenen Körpern gleichzusetzen, die KLEINENBERG zuerst bei *Hydra* entdeckt und als »Pseudozellen« bezeichnet hat, und die später von andern Schriftstellern bei den verschiedensten Hydroiden aufgefunden worden sind. Als Pseudozellen sollen diese Gebilde im folgenden auch bezeichnet werden.

Ein Ei auf dem eben angegebenen Entwicklungsstadium zeigt Fig. 14. Man sieht hier den Hauptkörper des Eies, rechts und links davon seine Pseudopodien (*ps*), deren Zusammenhang mit dem Hauptkörper auf benachbarten Schnitten zutage tritt. Der Eikern, dicht an die äußere Peripherie gerückt, zeigt deutlich eine Fadenstruktur. Leider habe ich nicht feststellen können, ob der Kern einen Nucleolus enthält, da der auf den gezeichneten folgende Schnitt ausgefallen ist, glaube aber das Vorhandensein eines Nucleolus annehmen zu dürfen, da ich ihn in Eiern, die hinter dem vorliegenden in der Entwicklung nur wenig zurückstanden und eine gleiche Kernstruktur zeigten, beobachtet habe. Das Plasma des Eies, sonst noch ziemlich homogen, zeigt bereits die ersten auftretenden Pseudozellen, meist von dem oben erwähnten Hohlraum umgeben. Bemerkenswert ist vielleicht, daß die meisten derselben im Innern des Eies, fast gar keine an seiner Peripherie liegen. In der Umgebung des Eies sieht man zunächst nach der die Gonade bedeckenden Epithelschicht zu Oocyten, die auf frühen Entwicklungsstadien zurückgeblieben sind, mit wenig hervortretender Kernstruktur und schwach gefärbtem Nucleolus. Sie veranschaulichen zugleich die bedeutende Größenzunahme, welche der Eikörper und sein Keimbläschen erfahren haben, indem letzteres in seinem Durchmesser (über 16 μ) die Kerne der kleineren Oocyten (etwa 7.2 μ) um mehr als das Doppelte übertrifft.

Zu beiden Seiten des Hauptkörpers des Eies, zwischen diesem und den dazugehörigen Pseudopodien sieht man Zellen, deren Aufnahme durch das Ei nahe bevorsteht. Darauf deutet das Verschwinden ihrer Zellgrenzen, die teilweise schon völlig aufgelöst sind, ferner auch der Umstand hin, daß ihr Protoplasma seine homogene Beschaffenheit in der Nähe des Eikörpers aufgibt und sich zu Tröpfchen coaguliert. Bei einzelnen hat auch die Kernmembran bereits ihre Kontinuität verloren. Diese Art der Nährzellenassimilation, daß der Kern einfach unter

Auflösung seiner Membran verschwindet, wobei der scheinbar etwas widerstandsfähigere Nucleolus noch einige Zeit persistieren kann, trifft man hauptsächlich nur bei jüngeren Eizellen an. In ihnen findet man hin und wieder im Protoplasma helle, unregelmäßig gestaltete Flecke, welche im Innern nicht selten Reste chromatischer Bestandteile enthalten (s. Fig. 14) und die Stelle angeben, an welcher der Kern einer aufgenommenen Nährzelle gelegen hat. Auf dem nächsten Stadium der Eientwicklung scheint diese Art der Nährzellenaufnahme völlig aufzuhören oder wenigstens hinter andern durchaus zurückzutreten.

Der Eintritt des Eies in dieses neue Entwicklungsstadium macht sich zunächst durch eine Änderung der Struktur des Protoplasmas geltend, das nur in einer dünnen Schicht am Rande sein homogenes Aussehen behält, in seinen übrigen Teilen aber eine ziemlich weitmaschige, unregelmäßig netzförmige Beschaffenheit annimmt. Die Zwischenräume dieses Maschenwerkes sind mit den verschiedensten Kern- und Plasmafarbstoffen unfärbbar. In diesen Hohlräumen liegen die »Pseudozellen«, deren Zahl sich gerade auf diesem Stadium außerordentlich vermehrt.

Bei der Entstehung dieser Pseudozellen spielt jene bereits oben erwähnte Erscheinung der Plasmolyse eine besondere Rolle, die darin besteht, daß ganze Zellkomplexe — es handelt sich bei *Margelopsis* meist um in der Entwicklung stark zurückgebliebene Gonadenzellen — degenerieren und eine Umwandlung zu tröpfchenartigen Gebilden erfahren. Von den Degenerationserscheinungen, die bei diesen Prozessen zutage treten und die von Labbé bei *Myriothela* und *Tubularia* sehr eingehend studiert und in weit größerer Mannigfaltigkeit beobachtet worden sind, seien hier nur einige besonders charakteristische erwähnt. Sie beginnen damit, daß das Protoplasma der Zelle eine größere Affinität zu Eisenhämatoxylin bekommt. Um den Nucleolus, der häufig heller wird und deutlich Hohlräume in seinem Innern aufweist, bildet sich dabei durch Verschwinden des Fadengerüstes oder Auflösung desselben in einzelne Brocken ein heller, mit Eosin schwach färbbarer Ring, dessen Breite im Laufe der Entwicklung immer mehr abnimmt, so daß schließlich — Färbung mit Eisenhämatoxylin vorausgesetzt — die ganze Zelle eine fast absolut einheitliche, tiefschwarz gefärbte Masse darstellt. In diesem Zustand werden diese Gebilde in großer Menge vom Ei aufgenommen und in seinem Innern, von Vacuolen umgeben, als Pseudozellen aufgespeichert. Noch vor ihrer völligen Umwandlung und Aufnahme durch das Ei können mitunter an ihren Kernen Teilungserscheinungen hervortreten, die, wie dies auch an Nährzellen bei andern

Hydroiden beobachtet worden ist, auf amitotischem Wege vor sich gehen. Dagegen möchte ich die Teilungserscheinungen, die man an den Pseudozellen innerhalb des Eies antrifft, bei dem Mangel jeder Zellstruktur in diesen Gebilden nicht mehr als Zellteilungen auffassen. Vielmehr erinnern diese Erscheinungen durchaus an Teilungen, wie sie an Flüssigkeitstropfen hervortreten (s. Fig. 16)[1]. Im übrigen dürfte es schwer festzustellen sein, ob nicht manche dieser Bilder, die scheinbar Teilungsstadien zeigen, durch das Zusammenfließen von Pseudozellen verursacht worden sind.

Nur ganz ausnahmsweise scheinen Eier, die sich bereits in vacuolisiertem Zustande befinden, größere, noch intakte Oocyten aufzunehmen, da ich in einem bereits weit in der Entwicklung vorgeschrittenen Ei deren nur drei beobachtet habe. Die eine dieser aufgenommenen Nährzellen, an der bereits typische Degenerationserscheinungen hervortreten, zeigt Fig. 16 (psz_1). Ihr Kern, auf der einen Seite noch von einem geringen Rest der dunkler gefärbten Plasmamasse umgeben, ist stark hypertrophiert und besitzt eine homogene (mit Eosin lebhaft gefärbte) Grundsubstanz und einen mit Hämatoxylin tiefschwarz gefärbten Nucleolus. Jedenfalls werden auch diese Nährzellen in kurzer Zeit die Gestalt von Pseudozellen annehmen, da ich sie auf späteren Stadien der Entwicklung nicht mehr beobachtet habe.

Sobald die Vacuolisation des Eiplasmas beendet ist und sein Körper die nötigen Mengen an Pseudozellen aufgenommen hat, erfolgt ähnlich wie bei *Hydra* ein Einziehen seiner Pseudopodien[2]. Das Ei wölbt sich jetzt als ein kugelförmiger oder ovaler Körper über die Gonade hervor und bleibt nur noch mit einem dünnen Stiel mit ihr in Verbindung, anfangs noch von dem Gonadenepithel bedeckt.

Noch vor Hervorwölbung des Eies aus der Gonade gehen auch am Keimbläschen wichtige Veränderungen vor sich. Es vollzieht sich jene Auflösung des Eikernes und die Verteilung seiner Bestandteile im Protoplasma, wie sie bereits von Eiern der verschiedensten Tiergruppen bekannt und als eine Vorbereitung für die Reifungsteilungen aufzufassen

[1] Vgl. W. Rouxs Teilungsversuche an Öltropfen. W. Roux, Über die Bedeutung gewisser Verschiedenheiten der Größe der Furchungszellen für den Charakter des Furchungsschemas. Arch. f. Entwickelungsmech. Bd. IV. 1897.

[2] Ein auf dem eben angeführten Stadium befindliches Ei scheint mir die von Hartlaub, Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen, Bd. II, Taf. XVI, gegebene Fig. 16 darzustellen. Daß das hier in der Gonade hervortretende langgestreckte Gebilde keine Planulalarve ist, glaube ich aus dem Umstande schließen zu dürfen, daß die Furchung des Eies erst nach seiner Hervorwölbung aus der Gonade beginnt.

ist. Daß dieses Verschwinden des Keimbläschens ein absolut vollständiges ist, habe ich beobachten können. Über die Art und Weise, wie diese Auflösung sich vollzieht, vermag ich nähere Angaben nicht zu machen, jedoch scheint mir der in Fig. 15 dargestellte Eikern, den ich in einem im Beginne der Vacuolisierung stehenden Ei beobachten konnte, die ersten Anzeichen einer solchen Degeneration zu zeigen. Hierauf deutet wenigstens seine langgestreckte Gestalt und die starke Schrumpfung seiner Membran hin. Seine Grundsubstanz, von einzelnen, zum Teil sehr stark hervortretenden Chromatinfäden durchzogen, hatte lebhaft Orange G in sich aufgenommen. Einen Nucleolus habe ich in ihm nicht aufzufinden vermocht. Ob das neben ihm befindliche kugelförmige, stark lichtbrechende, innen etwas gelblich gefärbte Körperchen den aus dem Kern durch die Schnittwirkung verschobenen oder daraus hervorgetretenen Nucleolus darstellt, erscheint mir fraglich. Dagegen spräche auch die Tatsache, daß ich ganz ähnliche solche Gebilde, über deren Bedeutung ich nichts Näheres anzugeben vermag, auch an andern Stellen der Eiperipherie bemerkt habe.

Daß sich auf dieser Stufe der Eientwicklung die Ausstoßung der Richtungskörper vollzieht, ist nach den an andern Hydroiden, z. B. *Hydra*, gemachten Beobachtungen durchaus wahrscheinlich. Ich selbst glaube die Bildung der ersten Richtungsspindel bei *Margelopsis* an einem noch nicht hervorgewölbten Ei, dessen Pseudopodien noch nicht ganz eingezogen waren, in einem einzelnen Falle beobachtet zu haben. Allerdings erschwerten die geringe Ausprägung der Fadenstruktur und die ungünstige Lage der Schnittebene eine genauere Untersuchung. Soviel ich beurteilen kann, war die Spindel schräg gegen die Oberfläche des Eies gerichtet. Auffällig war im übrigen ihre Lage an der dem Entoderm zugekehrten Seite des Eies, wenn auch an einzelnen andern Hydroiden, z. B. bei *Gonothyraea loveni* (79, S. 304), die Beobachtung gemacht worden ist, daß sich die Richtungsspindel an jeder beliebigen Stelle der Eiperipherie einstellen kann.

Über die Ausstoßung des zweiten Richtungskörperchens habe ich Beobachtungen nicht gemacht, dagegen den sich später bildenden weiblichen Vorkern an der äußeren, dem Manubrium abgewandten Peripherie eines bereits hervorgewölbten, aber noch mit Gonadenepithel bedeckten Eies aufzufinden vermocht. Er ist von kugeliger Gestalt, zeigt ein schwach erkennbares Fadengerüst und eine dünne Membran und besitzt keinen Nucleolus. In seiner Nähe, dem Eikörper dicht anliegend, fand sich ein kernähnlicher Körper, der sich durch stärkere Färbbarkeit seiner Substanz und seines Nucleolus von den Zellkernen der das Ei

umgebenden Epithelschicht auszeichnete (Fig. 17 *rk*). Möglich ist, daß er vielleicht ein Richtungskörperchen darstellt.

Über den Befruchtungsvorgang vermag ich Angaben nicht zu machen. Vielleicht erfolgt derselbe erst — wenn man aus ähnlichen Vorgängen bei andern Hydroiden, z. B. bei *Hydra*, Schlüsse ziehen darf — nachdem die das Ei bedeckende Epithelschicht verschwunden ist. Wenigstens findet man die dem Manubrium ansitzenden Furchungsstadien des Eies stets ohne diese Epithelschicht. Die Besprechung dieser weiteren Entwicklungsvorgänge ist nicht Ziel dieser Arbeit. Es seien daher den von HARTLAUB über diesen Gegenstand bereits gemachten Angaben nur noch einige Ergänzungen zugefügt. HARTLAUB hebt an der Planula den Plasmareichtum der Rindenschicht gegenüber der protoplasmaarmen Innenschicht hervor, sowie die Großzelligkeit der sich entwickelnden Zellelemente. Daß in jeder Zelle eine centrale Protoplasmamasse sich befindet, die nach der Zellwandung in zahlreiche Fortsätze ausstrahlt, kann ich ebenfalls bestätigen. Im Centrum der Protoplasmaausstrahlung befindet sich der Zellkern, der nur bei Anwendung sehr starker Vergrößerung sichtbar wird. Die Kerne entbehren des Nucleolus und zeigen häufig Mitosen (Fig. 18 *n*). Die von HARTLAUB erwähnten, im Innern der Planula befindlichen, tief gefärbten Körper sind nichts andres als die oben genannten Dotterkörner (Pseudozellen), die unter deutlichen Anzeichen des Zerfalles im Laufe der weiteren Entwicklung der Larve an Zahl immer geringer werden, und die, sobald die Differenzierung zwischen Entoderm und Ectoderm erfolgt ist, in ihrer Verbreitung auf das Entoderm beschränkt bleiben. Wie bereits ALLEN bei *Parypha crocea* beobachtet hat, geht auch hier die Bildung des Ectoderms durch eine Radiärteilung der äußeren Zellschicht vor sich. Das Ectoderm ist zunächst einschichtig und seine Abgrenzung gegen das Entoderm anfangs sehr undeutlich, wie auch im Entoderm die Zellgrenzen auf diesem Stadium nur wenig hervortreten. Die auf dieser Entwicklungsstufe immer noch schwer erkennbaren Zellkerne zeigen einen mit Eisenhämatoxylin schwach färbbaren Nucleolus. Im weiteren Verlaufe wird dann das Ectoderm zweischichtig. Große Zellkerne mit deutlich erkennbarem Nucleolus treten auf, während die Zellgrenzen sich immer schärfer ausprägen und die letzten noch im Entoderm vorhandenen Spuren von Pseudozellen verschwinden. Es kommt dann zur Bildung der Entodermhöhle, und schließlich nimmt die Larve unter Ausbildung zweier Tentakelkränze jene bereits von HARTLAUB beschriebene Actinulaform an. Einen durch eine solche Larve geführten Längsschnitt stellt Fig. 19 dar. Sie zeigt an beiden

Seiten der Actinula Tentakelansätze und an einem Pole (es ist stets der dem mütterlichen Manubrium abgewandte), auffallend durch die regelmäßige Anordnung der dichtgedrängten Cylinderzellen, jene bereits von HARTLAUB erwähnte napfförmige Vertiefung, die später vermutlich zur Fußscheibe des sich festsetzenden Polypen wird. Bemerkenswert ist vielleicht noch die verhältnismäßig große Anzahl der im Larvenectoderm vorhandenen Nesselzellen.

Steenstrupia galanthus Haeckel.

Über die Eibildung von Hydroiden der Gattung *Corymorpha*, zu welcher die Ammenpolypen von *Steenstrupia galanthus* (*Corymorpha nutans*) ebenso wie auch die der ihr nahe verwandten Medusengattungen *Euphysa* und *Amalthaea* gehören[1], liegen schon von verschiedenen Seiten Beobachtungen vor. So erwähnt WEISMANN in seinem Werke über die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen auch die Gattung *Corymorpha* (77, S. 129), von der er allerdings nur eine einzelne abgelöste Meduse, wie er selbst meint, eine *Euphysa mediterranea* (bei der betreffenden Abbildung steht *Corymorpha pendula*) in einem jugendlichen Exemplar untersuchen konnte, und gibt der Vermutung Ausdruck, daß bei dieser Hydroidengattung die Ursprungsstätte der Keimzellen im Ectoderm des Manubriums zu suchen sei. Eine gleiche Ansicht ist in neuester Zeit betreffs *Corymorpha pendula* Ag. von A. J. MAY in seiner ausführlichen Abhandlung über diese Hydroidenart (59) vertreten worden, da er hier den Ursprung der Keimzellen im Manubriumectoderm sich entwickelnder Gonophoren direkt beobachtet und nur in einem Falle ein kleines Ei im Stammectoderm eines Polypen bemerkt hat. Von MAY wurde auch das Vorhandensein großer amöboider Eier bei *Corymorpha pendula* nachgewiesen, eine Erscheinung, die schon seit längerer Zeit von einer andern *Corymorpha*-Art, nämlich *Corymorpha sarsii* Steenstr. durch die Beschreibung von M. SARS (70, S. 7) bekannt ist. Während sich die Beobachtungen der beiden letztgenannten Schriftsteller auf noch festsitzende Gonophoren bezogen, berichtet HAECKEL eine gleiche Eigentümlichkeit von zwei freischwimmenden Medusenarten der Gattung *Amalthaea*, *Amalthaea amoebigera* Haeckel und *Amalthaea sarsii* Allman (letztere die Tochtermeduse von *Corymorpha sarsii*) und beschreibt hier die Existenz großer nackter Eizellen, die amöboide Bewegungen ausführen und auf der Oberfläche

[1] HARTLAUB läßt in seiner neuesten Arbeit die Gattungen *Steenstrupia*, *Euphysa*, *Amalthaea* nur als Untergattungen bestehen und faßt sie zu einer Subfamilie der Corymorphiden zusammen.

des Manubriums (?) umherkriechen sollen. In neuerer Zeit ist auch von HARTLAUB für *Steenstrupia galanthus*, sowohl für die im Kanal vorkommende größere, wie auch die in der südlichen Nordsee vorhandene kleinere Varietät der Besitz solcher amöboider Eizellen nachgewiesen worden.

Auf die kleinere Varietät von *Steenstrupia galanthus* bezogen sich auch die von mir angestellten Untersuchungen, da die betreffenden Medusen sämtlich in der Nähe von Helgoland gefangen waren. Bei der relativen Häufigkeit der Meduse während der Monate Juni und Juli war es leicht, genügendes Material zu erhalten, und so konnten verschiedene Konservierungsmethoden mit HERMANNscher Flüssigkeit, Chromessigsäure, Pikrinschwefelsäure, Pikrinessigsäure und Sublimat Anwendung finden. Neben der HEIDENHAINschen Eisenhämatoxylinfärbung leistete besonders auch die BENDAsche Safranin-Lichtgrünfärbung[1] gute Dienste.

Bei einem Aufenthalt in der Kgl. Biologischen Station auf Helgoland hatte ich auch Gelegenheit, an lebenden Exemplaren Beobachtungen anzustellen, deren Gonade sich um so leichter untersuchen läßt, als bei frisch gefangenen Tieren die Glocke meist stark kontrahiert, wenn nicht gänzlich umgestülpt ist, so daß das Magenrohr völlig frei liegt. Das Manubrium, fast in seiner ganzen Länge von der deutlich hervortretenden Gonade bedeckt, zeigte eine gelblichweiße Farbe und war am oralen Ende schwach rötlich gefärbt. Am basalen Ende fanden sich oft große hervorspringende Ölkugeln von weißer, rosenroter, mitunter auch lebhaft orangegelber Farbe. Kleinere solche Tropfen, häufig rosa gefärbt, fanden sich auch an verschiedenen Stellen innerhalb der Magenwand.

An den weiblichen Gonaden, die sich vor den männlichen meist schon durch größere Dicke auszeichnen, fallen bereits bei ziemlich schwacher Vergrößerung die großen amöboiden Eier auf, die in ihrer eigentümlich gelappten Form ganz außerordentlich an das von KLEINENBERG abgebildete (50, Taf. II, Fig. 10) Ei von *Hydra* erinnern. Wie bei *Hydra* sieht man auch hier den Eikörper, dessen großes Keimbläschen leicht zu erkennen ist, mit einer großen Anzahl tröpfchenartiger Gebilde von gelblichweißer Farbe durchsetzt, die in einem feinen, kaum erkennbaren netzartigen Maschenwerk verteilt sind, während an den Rändern

---

[1] Letztere wurde in der Weise angewandt, daß die Schnitte nach einer 24stündigen Färbung mit Safranin (n. PFITZNER) und kurzer Differenzierung mit 70%igem Alkohol 1/2 Minute lang mit der von BENDA angegebenen Lichtgrünlösung behandelt wurden.

des Eies das Protoplasma eine feinkörnige Beschaffenheit besitzt. Was die Größe dieser Eier anbelangt, so nehmen sie oft über die halbe Länge des Manubriums ein und erscheinen demnach hier noch verhältnismäßig größer, als sie HARTLAUB, dessen Abbildung (46, Fig. 74, S. 78) wohl nach einem Exemplar der größeren Varietät angefertigt ist, dargestellt hat.

Bei einer Untersuchung von Schnittserien zeigt das Entoderm des Manubriums eine ähnliche Beschaffenheit, wie sie bereits bei *Margelopsis* geschildert worden ist. Auch bei *Steenstrupia* sieht man in dem oberen und mittleren Teil des Magenrohres zwischen den gewöhnlichen Entodermzellen solche, die durch dunklere Färbung, oft auch durch ihre Größe auffallen und in ihrer Färbbarkeit und Kernbeschaffenheit sehr an junge Oocyten erinnern. Sie weisen in ihrem oberen Teile Vacuolen auf, deren Inhalt bei Anwendung des BIONDI-EHRLICH-HEIDENHAINschen Triacidgemisches dunkelrosa gefärbt erscheint. Vermutlich werden auch hier diese Zellelemente die Bedeutung von Drüsenzellen haben. Im untersten Teile des Entoderms sind nicht selten Nesselzellen zu finden.

Das Manubriumectoderm wird in seinem gonadenfreien Teile von einem sehr dünnen einschichtigen Epithel gebildet. Ein ähnliches Epithel überzieht auch die Gonade. Wie es MAY bei *Corymorpha pendula* hervorhebt, so liegen auch bei *Steenstrupia* die Keimzellen in den weiblichen Gonaden eng aneinander gepreßt und zeigen daher in den mittleren Wachstumsstadien vielfach eine polygonale Form. Da man Caryokinesen in den weiter entwickelten Ovarien nie antrifft, so scheinen die Oocyten ein und desselben Tieres nahezu gleichalterig zu sein, wie verschieden auch die Größe der einzelnen ist. So enthält der unterste Teil der Gonade stets sehr kleine Keimzellen, auf welche dann etwas größere folgen, während im mittleren und oberen Teil des Manubriums fast stets einige in der Entwicklung weit vorgeschrittene Eier zu finden sind. Doch sind auch hier in der unmittelbaren Umgebung dieser großen Eier, häufig zwischen ihren Pseudopodien oder zwischen den Eikörper und die Stützmembran eingepreßt, mittlere oder ganz kleine Eizellen vorhanden, letztere ganz besonders häufig in unmittelbarer Nähe der Stützmembran.

Wie MAY für *Corymorpha pendula* angibt und auch schon bei *Eleutheria* und *Margelopsis* hervorgehoben worden ist, zeichnen sich auch bei *Steenstrupia* die Keimzellen durch große distinkte Kerne und in die Augen fallenden Nucleolus aus (ganz junge Oocyten enthalten vereinzelt auch zwei Nucleolen), in dem nicht selten Vacuolen zu

erkennen sind. Die jüngsten Keimzellstadien (bei männlichen und weiblichen Individuen einander sehr ähnlich) besitzen eine rundliche, etwas in die Länge gestreckte Form. Einen großen Teil der Zelle nimmt der Kern ein, dessen Inneres ein sehr feines Fadengerüst zeigt, auf dem namentlich in der Nähe des Randes einzelne Chromatinteilchen hervortreten. An den etwas weiter im Wachstum vorgeschrittenen Zellen vollzieht sich dann die Scheidung in Ei- und Nährzellen. Wie bei andern schon besprochenen Medusen, so stellt auch hier das Auftreten eines unfärbbaren Ringes um den Nucleolus und eine Konzentration der chromatischen Kernbestandteile an der Körperperipherie das erste Zeichen einer beginnenden Zelldegeneration dar (Fig. 20, 23), während die weitere Entwicklungsfähigkeit einer Keimzelle durch eine Vergrößerung ihres Kernes, ein stärkeres Hervortreten seiner Fadenstruktur und geringeres Färbungsvermögen des Nucleolus bemerkbar wird (Fig. 21). Auch bei *Steenstrupia* findet man meistens mehrere solcher Eizellen nahe beieinander liegen, unter denen eine wieder durch besondere Größe hervorragt.

Die weiteren, sich auf Lage, Form und Inhalt des Eikernes beziehenden Veränderungen, die gleich hier besprochen werden sollen, bieten bei *Steenstrupia* nichts wesentlich Neues dar. Auch hier wandert das Keimbläschen allmählich der Eiperipherie zu, wobei seine anfängliche Kugelform wahrscheinlich unter dem Einfluß des das ganze Ei stark einengenden und zusammenpressenden Gonadenepithels in eine mehr abgeflachte, ovale übergeht (Fig. 20). Der Nucleolus, auch jetzt noch häufig Vacuolen in sich einschließend, verläßt seine centrale Lage und verliert durch Ablösung kleinerer Nucleolen, deren Färbbarkeit zum Teil geringer ist, an Volumen. Daß Teile davon in das Eiplasma übertreten, erscheint mir nach einigen Bildern, die ich gefunden habe, durchaus wahrscheinlich. Gleichzeitig macht sich auch eine Veränderung der Kernstruktur bemerkbar, indem das Fadengerüst sich auflöst, so daß der Kern jetzt von einer Menge außerordentlich kleiner Körnchen erfüllt erscheint, die mit Eisenhämatoxylinfärbung eine schwarze, durch Safranin-Lichtgrünfärbung eine grüne Färbung annehmen und durch stärkere Anhäufung an der dem Gonadenepithel zugewandten Seite des Kernes diesem hier eine etwas dunklere Grundfärbung verleihen. Im weiteren Verlauf der Entwicklung können diese feinen Körnchen sich wieder in einer Art Fadengerüst anordnen, ohne aber zu kontinuierlichen Fäden zusammenzutreten (Fig. 22). Zwischen den Körnchen findet man nicht selten, namentlich in der Nähe der Kernmembran, unregelmäßig gestaltete Chromatinpartikel, anfänglich auch Reste von

Chromatinfäden (Fig. 20). Die Kernmembran erhält sich während aller dieser Vorgänge durchaus unverändert. Nur an einem sehr weit vorgeschrittenen Ei habe ich an der dem Epithel zugewandten Seite des Kernes ein Undeutlichwerden seiner Konturen bemerkt, dagegen eine vollständige Auflösung der Kernmembran nie wahrzunehmen vermocht. Jedenfalls erfolgt diese ebenso wie die damit eng zusammenhängende Richtungskörperbildung erst nach dem Austritt des Eies aus der Gonade. Wenigstens hat M. Sars dieses Verschwinden des Keimbläschens bei *Corymorpha sarsii* erst in einem Zustande beobachtet, in dem das Ei bereits eine kugelige Form angenommen und sich aus der Gonade hervorgewölbt hatte.

Die Veränderungen, die sich während der Entwicklung des Keimbläschens am Körper des Eies in bezug auf Gestalt und Protoplasmabeschaffenheit vollziehen, sind bei *Steenstrupia* den bereits bei *Margelopsis* und *Eleutheria* besprochenen in vieler Hinsicht ähnlich. Die anfangs längliche, später kugelige bzw. polygonale Form der Eizelle geht allmählich in eine mehr oder weniger gelappte über, wobei der Eikörper durch Assimilation der umgebenden Zellen eine bedeutende Volumenzunahme erfährt. Vorübergehend kann in diesem Zustand ein Plasmodium von sehr unregelmäßiger Gestalt gebildet werden, bis schließlich der Eikörper jene große amöboide Form erhält, wie sie bereits oben erwähnt worden ist. Die Veränderungen, die dabei das Eiplasma erfährt, sind während der ersten Wachstumsstadien sehr geringe. Es erscheint während derselben durchaus homogen, nimmt mit Eisenhämatoxylin eine gleichmäßige blaugraue, später etwas hellere graue Farbe an, die nur durch einzelne dunklere, sehr feine Körnchen unterbrochen wird und an der dem Entoderm zugekehrten Seite des Eies eine etwas hellere Abtönung zeigt. Erst nachdem das Ei schon eine bedeutende Größe erreicht hat, beginnen sich in seinem Innern Vacuolen zu bilden und das Plasma dadurch zunächst eine streifige, später eine netzartige Struktur anzunehmen.

Die chemischen Veränderungen, die zugleich mit dieser Vacuolisierung im Eiplasma vor sich gehen, lassen sich am besten mit Hilfe der Safranin-Lichtgrünfärbung erkennen. Die Bilder, die durch diese Färbemethode erhalten werden, erwecken ganz den Anschein, als ob sich während des Vacuolisierungsprozesses im Protoplasma zwei verschiedene Substanzen, die, anfangs aufs innigste miteinander vermischt, eine violette oder rotviolette Färbung der Oocyten verursachten, voneinander schieden. Wenigstens heben sich in dem neuen Stadium von einer grün gefärbten Grundsubstanz im Plasma zahllose außerordentlich

feine Tröpfchen oder Körnchen ab, die eine rote Farbe zeigen und sich am häufigsten an denjenigen Stellen finden, wo das Protoplasma eine größere Dichte behalten hat, nämlich in einer schmalen Zone am Eirande und in der unmittelbaren Umgebung des Keimbläschens, während dagegen die dünnen Fasern des Netzwerkes im Innern des Eies vorwiegend grün gefärbt erscheinen[1]. Wie bei *Margelopsis*, bleiben auch bei dem Ei von *Steenstrupia* die Zwischenräume des hier sehr weitmaschigen Netzwerkes bei Anwendung der verschiedenartigsten Farbstoffe gänzlich ungefärbt, enthalten aber bei weit entwickelten Eiern große Mengen kugelig geformter Dottersubstanzen in sich. Bei Anwendung der BENDAschen Färbung treten unter diesen Dotterkugeln zwei verschiedene Arten hervor, eine kleinere gelblichgrün gefärbte und eine größere, die meist eine hochrote Färbung, häufig auch rote und grüne Farben (Fig. 24) in oft sehr merkwürdiger Verteilung, in seltenen Fällen eine rein grüne Färbung aufweist. Diese größere Art von Dotterkugeln — sie fallen, wie schon oben bemerkt, auch bei Beobachtung des lebenden Eies auf — nimmt bei Tinktion mit Eisenhämatoxylin eine tiefschwarze oder dunkelgraue Farbe an und entspricht in ihrer physiologischen Bedeutung und Entstehung durchaus den bei *Margelopsis* erwähnten »Pseudozellen«.

Bei *Margelopsis* gehen, wie bereits nachgewiesen worden ist, diese Pseudozellen aus Kernen von Nährzellen hervor, und zwar vorwiegend aus solchen sehr junger plasmaarmer Zellen, die eine Umwandlung durch Plasmolyse erfahren. Auch bei *Steenstrupia* kann man solche junge, in Plasmolyse begriffene Gonadenzellen vorwiegend in der Nähe des Epithels beobachten. Der Umwandlungsprozeß derselben, bei Anwendung BENDAscher Färbung ganz besonders charakteristisch zutage tretend, beginnt hier meistens damit, daß das grün gefärbte Fadengerüst immer undeutlicher wird, während der hochrot gefärbte Nucleolus seine scharf begrenzte kugelförmige oder längliche Gestalt verliert, unregelmäßige Konturen bekommt und sich mit dem übrigen Kerninhalt mischt, bis der größte Teil des ursprünglichen Zellkernes eine rote Farbe angenommen hat. In dem Stadium, in dem diese Gebilde vom Ei aufgenommen werden, ist bei *Steenstrupia* bereits fast jeder Kerncharakter an ihnen verschwunden, und sie erinnern durchaus an Flüssigkeitstropfen.

Ein wichtigeres Nährmaterial als diese kleineren der Plasmolyse verfallenden Zellen bilden für die Eier von *Steenstrupia* bereits etwas

[1] Bei Anwendung des BIONDI-EHRLICH-HEIDENHAINschen Triazidgemisches erschien das Plasma der jüngeren Oocyten bläulich, die betreffenden Körnchen karminrot, die Grundsubstanz der großen Eizellen blau gefärbt.

herangewachsene, mittelgroße Oocyten, von denen hier, ähnlich wie bei *Eleutheria*, ganze Komplexe degenerieren und assimiliert werden. Wie schon oben erwähnt, beginnen die an diesen Oocyten hervortretenden caryolytischen Erscheinungen häufig mit dem Zurücktreten des Fadengerüstes vom Nucleolus und dem Auftreten eines hellen unfärbbaren Ringes um denselben, wobei, Färbung mit Safranin-Lichtgrün vorausgesetzt, sich die übrigen Kernbestandteile in Form eines grünen, mit feinen roten Einlagerungen versehenen Ringes der Kernmembran anlegen. In andern Fällen wiederum sieht man die chromatischen Teile des Kernes sich in Form rot gefärbter Kügelchen in der Nähe des Nucleolus anhäufen. Der Nucleolus selbst weist in den degenerierenden Zellen meist deutliche Vacuolen auf, in deren Innern häufig ein dunkles, nur bei sehr starker Vergrößerung sichtbares Körnchen zu finden ist. Mitunter erfährt er eine Änderung seiner Färbbarkeit, indem er grüne Farbstoffe in sich aufzunehmen beginnt, eine Erscheinung, die wohl auf beginnende Auflösung hinzudeuten scheint.

Bei der nun folgenden Absorption dieser Zellen wird stets das Protoplasma ohne weiteres dem Eiplasma angegliedert. Der Nährzellenkern kann dabei entweder in allen seinen Teilen der Auflösung verfallen — dies ist die Regel, solange das Ei sich in unvacuolisiertem Zustande befindet —; es kann ferner unter Zerfall der übrigen Teile sein Nucleolus unter die Pseudozellen aufgenommen werden, denen er in bezug auf seine Färbbarkeit (durch Safranin nimmt er die gleiche hochrote Färbung an, mit Eisenhämatoxylin färbt er sich nur wenig heller als die Pseudozellen) von Anfang an ähnlich ist. In den weitaus meisten Fällen wird jedoch der Kern der Nährzelle als Ganzes in den Eikörper aufgenommen, um unter ähnlichen Degenerationserscheinungen, wie sie bei den in Plasmolyse verfallenden Zellen hervortreten, in kurzer Zeit das gewöhnliche flüssigkeitstropfenähnliche Aussehen der Pseudozellen anzunehmen. Die Teilungen, die an den Pseudozellen auch bei *Steenstrupia*, allerdings sehr selten, hervortreten, tragen auch hier in keiner Weise mehr den Charakter von Zellteilungen an sich.

Bei der Betrachtung der außerordentlich großen Menge von Pseudozellen, die man in den weit entwickelten Eiern von *Steenstrupia* vorfindet, ergeben sich allerdings Zweifel, ob diese große Anzahl durch die angeführten Arten der Pseudozellenbildung allein eine genügende Erklärung findet, und ob nicht doch Stoffe des Eikörpers selbst, bzw. Produkte, die dem Zerfall der Nährzellensubstanz ihre Entstehung verdanken, bei der Bildung der Pseudozellen mitbeteiligt sind. Der Umstand, daß die Pseudozellen im Ei von *Steenstrupia* zum größten Teile

den Anschein von Flüssigkeitstropfen erwecken, daß ferner das Auftreten dieser Pseudozellen erst nach beginnender Vacuolisierung des Eiplasmas erfolgt, d. h. zu einer Zeit, wo sich in demselben die Ausscheidung jener oben erwähnten feinen roten Körnchen vollzieht, lassen diese Annahme wenigstens als möglich erscheinen. Auch die Tatsache, daß mir Körper zu Gesicht gekommen sind, die Übergangsstadien zwischen den oben erwähnten, im Ei enthaltenen, sich gelblichgrün färbenden Kugeln und kleinen Pseudozellen darzustellen scheinen, könnten für diese Annahme sprechen. Daß ich mit dieser Hypothese auf eine ältere von KLEINENBERG, CIAMICIAN, NUSSBAUM und BRAUER vertretene Anschauung zurückkomme, die neuerdings sehr energisch — und für die Tubulariden durchaus mit Recht — von DOFLEIN, GRONBERG, LABBÉ u. a. zurückgewiesen worden ist, dessen bin ich mir bewußt, glaube diese aber doch hier anführen zu müssen, da sie meiner Meinung nach für *Steenstrupia* nicht ganz von der Hand zu weisen ist.

Über die letzten Entwicklungsstadien der Eier bei *Steenstrupia*, sowie über die Eiablage vermag ich, wie bereits bemerkt, Mitteilungen nicht zu machen. Daß die Eier sich auch hier ähnlich wie bei *Margelopsis* später unter Einziehung ihrer Pseudopodien abrunden und dann aus der Gonade hervorwölben, ist anzunehmen, zumal es bei *Corymorpha* (*Amalthaea*) *sarsii* beobachtet worden ist. Bei der letztgenannten Meduse bleiben die Eier auch während ihrer weiteren Entwicklung bis zum Planulastadium mit dem mütterlichen Individuum in Verbindung, was bei *Steenstrupia galanthus* niemals der Fall zu sein scheint. Daß es bei *Steenstrupia galanthus* zur Produktion mehrerer Eigenerationen kommt, ist trotz der Größe der Eier wohl anzunehmen, da sich in Gonaden, die bereits sehr weit entwickelte Eier in sich beherbergen, noch zahlreiche gänzlich unentwickelte Keimzellen vorfinden.

Euphysora bigelowi Maas.

Von den *Steenstrupia galanthus* nahestehenden Medusen hatte ich noch Gelegenheit, die auf der »Siboga«-Expedition entdeckte, zu den Euphysiden gehörige *Euphysora bigelowi* an einigen mir von Herrn Prof. O. MAAS gütigst zur Verfügung gestellten Exemplaren und Präparaten untersuchen zu können. Konnte ich an diesen auch nicht die volle Ausbildung des Eies bis zur Vollreife verfolgen, so genügten doch die gemachten Beobachtungen, um eine verhältnismäßig große Übereinstimmung in bezug auf histologischen Bau und Eientwicklung bei diesem Tiere mit *Steenstrupia* erkennen zu lassen.

Ähnlich wie bei *Steenstrupia* bedeckt auch bei *Euphysora* die Gonade, welche eine ansehnliche Dicke erreicht, das Manubrium fast seiner ganzen Länge nach. Sie endigt in der Nähe der Mundöffnung in einer an Nesselzellen reichen Zone, unterhalb deren das Ectoderm nur einschichtig ist. Das Manubriumentoderm weist in bezug auf Zellbeschaffenheit in seinen einzelnen Teilen ebenfalls große Ähnlichkeit mit dem von *Steenstrupia galanthus* und *Margelopsis haeckeli* auf, unterscheidet sich jedoch davon etwas durch die Größe seiner Zellelemente. An den im mittleren und oberen Teile des Magenrohres befindlichen Entodermzellen fallen bei *Euphysora* zahlreiche Vacuolen auf, deren Inhalt bei Verwendung von Eisenhämatoxylin und Nachfärbung mit Fuchsin-Orange G. eine gelbliche Farbe annimmt. Unter diesen Zellen heben sich auch hier einzelne durch stärkere Tinktionsfähigkeit ihres Plasmas und durch etwas bedeutendere Größe ihres Kernes hervor (s. *Steenstrupia*, *Margelopsis*).

In ihrem inneren Bau unterscheidet sich die Gonade von *Euphysora* von der bei *Steenstrupia* durch die etwas losere Anordnung der Zellelemente. Im übrigen finden sich auch hier im untersten Teile der Gonade, bis in die Region der Nesselzellen hinabreichend, vorwiegend ganz kleine Keimzellen. Doch kommen solche, zu größeren Haufen vereinigt, auch zwischen den mittleren und größeren Oocyten der übrigen Teile des Magenrohres vor. Ausgezeichnet durch eine dunklere Färbung und stark färbbaren Nucleolus, entbehren diese jüngsten Keimzellstadien (Kerndurchmesser etwa 3,8 μ) fast jeder umgebenden Protoplasmamasse, die sich erst im weiteren Laufe der Entwicklung bildet und dann der Zelle durch die Form ihrer Umrisse eine amöboide Gestalt verleiht. In bezug auf Färbbarkeit verhält sich das Protoplasma ähnlich wie das der jüngeren Eizellen bei *Margelopsis*. Es erscheint zunächst homogen, fein granuliert und verliert mit fortschreitender Entwicklung allmählich an Dichtigkeit. Seine Grenzen sind nicht immer scharf ausgeprägt, und der Umstand, daß man nicht selten mehrere jüngere Oocyten ohne sichtbare trennende Zellwände dicht aneinander gefügt findet, deutet darauf hin, daß auch bei dieser Meduse Eier in jüngeren Stadien miteinander verschmelzen, um größere Eizellen zu liefern. Die gleiche Entstehungsart läßt sich auch noch bei weiter fortgeschrittenen, ziemlich großen Eikörpern erkennen, da diese in ihrer sehr stark gelappten Form noch deutlich die Lage derjenigen Eizellen erkennen lassen, aus deren Verschmelzung sie hervorgegangen sind. Stets befanden sich diese großen Eizellen in unmittelbarer Nähe der Stützmembran, mit ihrer breiten Basis — sie waren meist im

Verhältnis zu ihrer Dicke sehr lang gestreckt — derselben eng anliegend.

Für das Studium der Kernbeschaffenheit der Eizelle und der darin vor sich gehenden Veränderungen erwies sich die Formolkonservierung des Materiales leider sehr wenig günstig. Bei ganz jungen Oocyten erscheint die Umgrenzung des kugelförmigen Kernes scharf ausgeprägt, sein Inneres mit einer strukturlosen, sich mit Säurefuchsin rot färbenden Masse erfüllt, der kugelförmige Nucleolus mit Eisenhämatoxylin tief schwarz gefärbt. Bei etwas größeren Oocyten hebt sich von der sich jetzt etwas heller färbenden Grundsubstanz des Kernes ein sehr feines, schwach erkennbares Fadengerüst ab. Die Umrisse des Kernes sind nicht mehr ganz so regelmäßig, sondern vielfach in die Länge gezogen, mitunter auch etwas eingebuchtet. Der Nucleolus erinnert jetzt in seiner häufig langgestreckten Gestalt lebhaft an die Nucleoli der etwas größeren Keimzellen bei *Steenstrupia*. Nicht selten habe ich in Oocyten auch deren zwei, einen größeren und einen kleineren, beobachtet. Der Umstand, daß bei manchen der Zellen der Nucleolus ungleichmäßig gefärbt ist und sich in seiner Umgebung hellere Flecke befinden, darf wohl auch hier als ein Zeichen der beginnenden Degeneration angesehen werden.

Bei den schon stark herangewachsenen Eizellen (Länge etwa 152 μ) zeigt der Kern, der hier stets peripherisch an der von der Stützmembran abgewandten Seite des Eies liegt, ähnliche Umwandlungen, wie sie bei *Steenstrupia* erwähnt worden sind. Seine Grundsubstanz, von der sich nur vereinzelte, ziemlich dicke Chromatinfäden abheben, zeigt auch hier eine sehr feinkörnige Beschaffenheit. Der Nucleolus ist in einzelne Stücke zerfallen. Ein Teil desselben kann in der Mitte des Kernes zurückbleiben, während die übrigen nicht ganz so dunkel sich färbenden Teilstücke sich am Rande des Keimbläschens sammeln. Die Umgrenzung des Kernes zeigt jetzt eine kugelförmige, ovale, mitunter auch etwas eingedrückte Form. Neben dem Keimbläschen sind in diesem letzten von mir beobachteten Stadium der Entwicklung Reste der Nährzellenkerne oder irgendwelche Dottersubstanzen im Eiplasma nicht vorhanden. Gerade dieses Fehlen der Dotterelemente glaube ich als einen Beweis dafür ansehen zu dürfen, daß die betreffenden Eizellen von dem Endstadium ihrer Entwicklung noch weit entfernt waren und ihnen noch eine bedeutende Volumenzunahme bevorstand. Für die letztere Annahme spricht vielleicht auch die Tatsache, daß die Zahl der in der Entwicklung weiter vorgeschrittenen Eier verhältnismäßig gering war. Ich möchte diesen Umstand besonders hervorheben, da nach

einer von HARTLAUB gezeichneten, die Gonade von *Euphysa aurata* darstellenden Abbildung (46, S. 83) bei dieser *Euphysora* sehr nahe stehenden Meduse die Zahl der entwickelten Eier verhältnismäßig groß, ihr Volumen im Verhältnis zu dem bei *Steenstrupia* beobachteten ziemlich gering zu sein scheint, auch die abgerundete Gestalt dieser Eier von der eigentümlich gelappten Form, wie ich sie bei *Steenstrupia* und *Euphysora* vorgefunden habe, nicht unwesentlich absticht. Die von HARTLAUB gemachte Beobachtung, daß Übergangsstadien zu den großen grobkörnigen Eiern nicht zu finden waren und die übrige Gonade bei *Euphysa* dadurch fast den Eindruck eines Hodens machte, dürfte dagegen gut mit der Tatsache in Einklang zu bringen sein, daß bei *Euphysora bigelowi* größere Komplexe noch ganz kleiner, unentwickelter Keimzellen in allen Teilen der Gonade zu finden sind.

Hybocodon prolifer L. Agassiz. Ectopleura dumortieri v. Beneden.

Von keiner Gruppe der Hydroiden sind wohl die Vorgänge der Oogenese so eingehend untersucht worden als bei derjenigen der Tubulariden, zu der auch, wie bereits L. AGASSIZ nachgewiesen hat, die Ammenpolypen der Medusen *Hybocodon prolifer* und *Ectopleura dumortieri* gehören. Seit CIAMICIANS Abhandlung über die Entwicklung von *Tubularia mesembryanthemum* Allman ist die Eibildung dieser Hydroidenart bereits von drei Autoren, BRAUER, LABBÉ, HARGITT, eingehender behandelt worden. Ähnliche ausführliche Beschreibungen liegen über die Oogenese von *Tubularia larynx, coronata, crocea* vor. Da die Berichte über diese einzelnen Gattungen in den Hauptpunkten ziemlich übereinstimmen, so ließen sich schon von vornherein bei den oben genannten Medusen ähnliche Erscheinungen während der Oogenese erwarten, wie sie in den Gonophoren der angeführten *Tubularia*-Polypen beobachtet worden sind.

Unter den neueren über *Hybocodon prolifer* vorliegenden Beschreibungen sind als besonders ausführlich die von BROWNE (13) und HARTLAUB (16, S. 98 ff.) hervorzuheben. Von BROWNE stammt im besonderen die Mitteilung, daß außer der für *Hybocodon prolifer* besonders charakteristischen, schon längere Zeit bekannten Knospung von Tochtermedusen an den Tentakelbulben noch eine Entwicklung von Actinulalarven am Manubrium stattfindet, eine Erscheinung, die in neuester Zeit von PERKINS auch für die amerikanische Abart von *Hybocodon prolifer* festgestellt und auch bei andern *Hybocodon*-Arten, *Hybocodon christinae* Hartlaub, *Hybocodon amphipleurus* Haeckel, *Hybocodon gravidum* Linko beobachtet worden ist.

Die von mir untersuchten Exemplare von *Hybocodon prolifer* erhielt ich in Formol konserviert durch die Kgl. Biologische Anstalt in Helgoland. Sie waren am 18. Mai 1905 in der südlichen Nordsee[1] gefangen und besaßen eine Glockenhöhe von 2—2.5 mm. Ein etwas größeres, bei Roscoff gefangenes, in Chromessigsäure fixiertes Exemplar verdanke ich Herrn Prof. HARTLAUB.

Die meisten Medusen zeigten eine deutlich erkennbare, oft allerdings sehr ungleichmäßig entwickelte Gonade, an der in sehr vielen Fällen hervorgewölbte Eier und Embryonen in den verschiedensten Stufen der Entwicklung bis zum Actinulastadium zu sehen waren. An den Tentakelbulben, die allerdings nicht selten mehrere Tentakel trugen (vgl. HARTLAUB, Craspedote Medusen I. Tl. 1. Lfrg., S. 101) habe ich eine Proliferation von Medusen niemals beobachtet, ein Zeichen, daß, wie schon BROWNE bemerkt hat, mit dem Eintreten der Geschlechtsreife bei *Hybocodon prolifer* die Medusenknospung an den Tentakelbulben in den Hintergrund tritt.

Die von mir geschnittenen Exemplare erwiesen sich ausnahmslos als weiblich. Bei verschiedenen derselben fanden sich in der Gonade, von dem sehr dünnen Gonadenepithel bedeckt, große amöboide Eier, die, in ihrer Form denen von *Steenstrupia galanthus* sehr ähnlich, diese an Größe fast noch übertrafen. Die Anzahl der in ein und derselben Gonade ungefähr gleichzeitig zur vollen Entwicklung gelangenden Eier ist daher außerordentlich gering und übertrifft wohl kaum die Zahl zwei. An einem Manubrium fand ich außer einem bereits hervorgewölbten Ei keine weiteren Keimzellen vor, ein Zeichen, daß alle früher in der Gonade vorhandenen Oocyten diesem Ei, bzw. solchen, die sich schon vorher abgelöst hatten, zur Nahrung gedient hatten. Bei andern Exemplaren fanden sich in unmittelbarer Nähe eines sich entwickelnden großen Eies, zum Teil zwischen den Pseudopodien desselben, Lager junger Keimzellen, deren reichliche Aufnahme durch das Ei zu beobachten war. Bemerkenswert ist, im Gegensatz zu dem Befunde bei andern Medusen, daß hier die zu einem Komplex vereinigten Keimzellen fast alle genau auf der gleichen Entwicklungsstufe standen und sich nur ganz vereinzelt zwischen Oocyten von etwas vorgeschrittener Größe in der Entwicklung ganz zurückgebliebene befanden.

Die Keimzellen zeigten einen deutlich ausgeprägten, stark mit Eisenhämatoxylin gefärbten Nucleolus, der meist kugelförmig, bei etwas größeren Zellen hin und wieder etwas in die Länge gestreckt war und

[1] 54° 8′ N. 6° 23½′ O. NW von Juist, etwas N von Borkum Riff.

hier nicht selten hellere Flecke aufwies, mitunter auch einzelne dunkle Linien in seinem Innern erkennen ließ. Der Kerninhalt nahm im übrigen Orange G und Säurefuchsin in geringen Mengen auf und zeigte bei etwas herangewachsenen Keimzellen ein schwach hervortretendes Fadengerüst, welches vielfach um den Nucleolus einen schmalen, unfärbbaren Ring freiließ. Als Degenerationserscheinungen, die unter den Oocyten in der Nähe eines großen Eies hervortraten, möchte ich ein Undeutlichwerden der Zell- und Kernmembran, zum Teil auch ein stärkeres Hervortreten der chromatischen Kernbestandteile ansehen. Sehr typische Beispiele zeigten in dieser Hinsicht einzelne in nächster Nähe eines amöboiden Eies gelegene, etwas größere Kerne, die bei einer gänzlich farblosen Grundsubstanz ein in einzelne dicke Stränge aufgelöstes Fadengerüst und einen unregelmäßig gestalteten Nucleolus aufwiesen. Unter den sehr kleinen Oocyten fanden sich vereinzelt auch solche, die in der Bildung eines dunklen, peripherisch gelegenen Plasmaringes die ersten Anzeichen einer beginnenden Plasmolyse erkennen ließen.

Die von mir beobachteten großen amöboiden Eizellen befanden sich bereits sämtlich im Zustande der Vacuolisation, d. h. zeigten jene eigentümliche netzartige Struktur des Protoplasmas, welche als eine besondere Eigentümlichkeit der nahezu reifen Eier bereits bei verschiedenen Medusen erwähnt worden ist. In der feinmaschigen Beschaffenheit des Plasmanetzes, in der geringen Dicke der dieses Netz bildenden Stränge, ebenso wie in dem fast vollständigen Fehlen einer homogenen Schicht am Eirande (wie sie z. B. bei *Margelopsis* und *Steenstrupia* zu finden ist) glichen diese Eier in ganz hervorragender Weise denen von *Tubularia mesembryanthemum*, wie sie Hargitt[1] abgebildet hat.

Das gleiche gilt auch für die in den Eiern vorhandenen Pseudozellen. Das Aussehen dieser Gebilde, die an ihnen hervortretenden Degenerations- und Teilungserscheinungen, stimmten mit den bei verschiedenen *Tubularia*-Polypen beobachteten und beschriebenen in hervorragender Weise überein. Wie bei den genannten Hydroidpolypen, so behalten auch bei *Hybocodon prolifer* die Pseudozellen meist noch längere Zeit ihren früheren Zell- bzw. Kerncharakter bei, indem sie noch eine Kernmembran, nicht selten auch noch eine umgebende Plasmamasse besitzen, ferner in ihrem Innern einen Nucleolus erkennen lassen, der allerdings vielfach Abweichungen von seiner ursprünglichen Form zeigt. Ebenso ist auch das Fadengerüst des Kernes in seiner Beschaffenheit

[1] Hargitt, Notes on some Hydromedusae from the Bay of Naples. Mitteilungen aus der Zool. Station zu Neapel. Bd. XVI, Taf. XXI, Fig. 11.

stark verändert, insofern es jetzt reichlicher Eisenhämatoxylin aufnimmt, sich zu dickeren Strängen zusammenzieht, vielfach auch zu Tröpfchen zusammenfließt. Wie bei den *Tubularia*-Polypen, so tragen auch hier die an den Pseudozellen sich (allerdings nicht allzu häufig) vollziehenden Teilungserscheinungen durchaus noch den Charakter von Zellteilungen an sich und vollziehen sich stets auf amitotischem Wege. Das Ende des an den Pseudozellen sich vollziehenden Degenerationsprozesses besteht auch bei *Hybocodon prolifer* in ihrer Umwandlung zu einer mit Eisenhämatoxylin sich tief dunkel färbenden, nahezu homogenen Masse, die sich entweder noch eine Zeitlang in der sie umgebenden Vacuole erhalten oder in das Eiplasma übergehen kann. Neben den Pseudozellen fand ich in einzelnen größeren Eiern an der dem Manubrium zugekehrten Seite kugelförmige, ovale, mitunter auch unregelmäßig gestaltete Concremente, die ebenfalls Eisenhämotoxylin begierig aufnahmen und wohl Reste von Pseudozellen darstellen.

Nachdem die Eier ihr Wachstum beendet und genügend Reservestoffe in sich aufgespeichert haben, erfolgt auch bei *Hybocodon* eine Einziehung ihrer Pseudopodien. Sie wölben sich jetzt aus der Gonade hervor, bleiben aber noch während ihrer weiteren Entwicklung mit derselben in Verbindung. Bei der Hervorwölbung der Eier zerreißt das sie bisher bedeckende dünne Gonadenepithel, umhüllt sie jedoch noch eine Zeitlang in ihrem unteren Teile.

Über das Verhalten des Keimbläschens während der Wachstumserscheinungen des Eies kann ich nur berichten, daß sich auch hier der Eikern allmählich der Oberfläche nähert, und daß er sich ziemlich lange erhält. Wenigstens glaube ich ihn noch an einem bereits hervorgewölbten Ei als einen kugelförmigen Körper mit deutlich erkennbarer Kernmembran, tief dunkel gefärbtem exzentrisch gelegenem Nucleolus und körnigem Inhalt (Größe etwa 17 μ) bemerkt zu haben. (Die Formolkonservierung des betreffenden Präparates erschwerte allerdings eine genaue Feststellung nicht unwesentlich, auch war auffallend, daß der betreffende Kern nicht in unmittelbarer Nähe der Eiperipherie gelegen war.) Später erfolgt auch bei *Hybocodon* eine völlige Auflösung des Keimbläschens. So ließ sich an einem weiter vorgeschrittenen Ei ein Kern nicht mehr beobachten, dagegen deutete hier eine Protoplasmaverdichtung an der dem Manubrium abgewandten Seite und das Vorhandensein von kleinen Chromatinteilchen an dieser Stelle darauf hin, daß sich die Ausstoßung des ersten Richtungskörperchens vorbereitete. Die Richtungskörper selbst habe ich niemals beobachten können, ebensowenig auch Befruchtungsvorgänge, dagegen, wie schon oben

erwähnt, Larven in den verschiedensten Stadien der Entwicklung an den Manubrien vorgefunden.

Von *Ectopleura dumortieri* standen mir leider nur wenige weibliche Exemplare mit sehr gering entwickelter Gonade zur Verfügung. Die betreffenden Medusen, die ich teils in Formol, teils in Pikrinessigsäure konserviert von der Biologischen Anstalt in Helgoland erhielt, waren im November in der südöstlichen Nordsee gefangen und besaßen eine Glockenhöhe von kaum 2 mm. Auffällig war an ihnen die unregelmäßige Entwicklung der Geschlechtszellen, die an ganz distinkten Stellen des Manubriums begonnen hatte. Das eine etwas weiter entwickelte Exemplar zeigte zahlreiche Oocyten eng aneinander gepreßt, auf frühen Stadien der Entwicklung stehend, von ähnlichem Aussehen wie bei *Steenstrupia*. Unter den größeren von ihnen sah man verschiedene mit jenem breiten farblosen Ring um den Nucleolus, dessen Auftreten bei verschiedenen Medusen bereits als das erste Zeichen einer beginnenden Zelldegeneration angesehen werden mußte. An andern Oocyten wieder traten plasmolytische Erscheinungen hervor. Es bildet sich also auch hier nur ein geringer Teil der Oocyten auf Kosten der übrigen zu Eiern aus, auf deren Zahl und Größe der Entwicklungszustand des vorliegenden Materiales allerdings noch keine Schlüsse zuließ.

Zusammenfassung.

Bei einem Rückblick auf die gewonnenen Ergebnisse erscheint mir vor allem das eine bemerkenswert, daß bei allen behandelten Medusen das Ei ein Verschmelzungsprodukt[1] zahlreicher Oocyten darstellt, bzw. sein Wachstum durch Assimilation andrer ihm anfangs vollständig gleichwertiger Zellen der Gonade erfolgt.

Mit dieser Entstehungsweise hängt zunächst die Tatsache aufs engste zusammen, daß man zwei Typen der Eibildung unterscheiden kann, die, an und für sich ziemlich scharf voneinander getrennt, der vermittelnden Übergänge wohl nicht ganz entbehren. Entweder gelangen in der Gonade zahlreiche Eier zur vollen Ausbildung, welche, von verhältnismäßig geringer Größe, während der ganzen Zeit ihrer Entwicklung eine abgerundete, von der Kugel- oder Ovalform nur wenig abweichende Gestalt zeigen. Im andern Falle vermögen von den zahlreichen vorhandenen Ureiern nur wenige die Entwicklung zur fertigen Eizelle zu beenden, und diese nehmen dann

[1] Vgl. Doflein (20, S. 71).

unter Erlangung einer bedeutenden Größe jene eigentümlich gelappte, zuerst an *Hydra* beobachtete Gestalt an, die ihnen, um mit LABBÉ zu reden, das Aussehen einer riesenhaften Amöbe verleiht (une sorte d'amibe gigantesque 57, S. 11).

Der erstere Typus, bei den hier untersuchten Medusen vorgefunden bei *Cladonema radiatum*, scheint, soweit darüber Beschreibungen und Abbildungen vorliegen, bei den Anthomedusenfamilien der Tiariden und Margeliden weit verbreitet zu sein. Der zweite Typus, unter den Medusen bereits seit längerer Zeit von *Amalthaea*[1], neuerdings von *Pennaria carolinii* und *tiarella*, sowie *Steenstrupia galanthus* beobachtet, außerdem von den Eiern zahlreicher Hydroiden aus den Gattungen *Hydra*, *Corymorpha*, *Tubularia* bekannt, erwies sich an den hier besprochenen Medusen vorhanden bei *Margelopsis haeckeli*, *Euphysora bigelowi*, *Hybocodon prolifer* und scheint demnach bei den Codoniden sehr häufig, vielleicht überwiegend zu sein.

Als ein Beispiel dafür, daß beide Arten der Eibildung bei nahe verwandten Species vorkommen können, ist schon oben die *Euphysora bigelowi* sehr nahe stehende *Euphysa aurata* angeführt worden, obwohl es nicht feststeht, ob die von HARTLAUB hier beobachteten verhältnismäßig zahlreichen, aber kleinen Eier ihre Entwicklung schon nahezu abgeschlossen hatten, oder noch eine Vereinigung einzelner Oocyten bevorstand. (Für ein vorgeschritteneres Entwicklungsstadium spricht allerdings das Vorhandensein von Dotterkörnern in den Eizellen.) — Eine gewisse Sonderstellung muß in dieser Hinsicht auch *Eleutheria dichotoma* eingeräumt werden, die ich bezüglich der Größenordnung und Form ihrer Eier mit *Cladonema* zusammenstellen möchte, während die ziemlich unbedeutende Zahl ihrer Eizellen wohl der durch die Raumbeschränkung hervorgerufenen Reduktion der Keimzellenentwicklung zuzuschreiben ist.

Über die erste Ursprungsstätte der Eizellen konnte außer bei *Cladonema* und *Eleutheria*, wo die ectodermale Abkunft der Keimzellen mit Sicherheit nachgewiesen wurde, keine Auskunft gegeben werden, da bei den meisten Arten nur bereits abgelöste Medusen

[1] Gegenüber der Bemerkung HAECKELs, daß bei *Amalthaea* [illegible] und *A. sarsii* die Eier gleich Amöben auf der Magenoberfläche umherkriechen, möchte ich anführen, daß nach meinen Beobachtungen an den hier untersuchten Medusen **diese amöboide Gestalt**, weil durch die Ernährung bedingt, **stets nur solange beibehalten wird**, als das Ei [illegible] liegt, **nach Hervortreten** des Eies aus der Gonade jedoch einer mehr oder weniger **kugelförmigen** Platz macht.

für die Untersuchung zur Verfügung standen. Aus demselben Grunde konnten auch Beobachtungen über die Vermehrung der Keimzellen nicht gemacht werden, da das Fehlen von Mitosen in den Gonaden sämtlicher Medusen, außer bei *Margelopsis* und *Eleutheria*, auf eine sehr frühe Beendigung der Keimzellenvermehrung schließen läßt. Von einer amitotischen Teilung freiliegender Oocyten, wie sie LABBÉ bei *Tubularia* und *Myriothela* beobachtet hat, habe ich außer bei solchen Zellen, die bereits in Plasmolyse eingetreten waren, nichts bemerkt, möchte auch das Vorhandensein mehrerer Nucleolen in ein und demselben Zellkern, oder mehrerer Kerne in derselben Oocyte, wie man es vereinzelt bemerkt, nicht in diesem Sinne deuten.

Von den inneren Entwicklungsvorgängen des Eies seien zunächst die sich am Keimbläschen vollziehenden Veränderungen erwähnt. Sie stimmen bei den einzelnen behandelten Arten in vieler Hinsicht überein und verlaufen im allgemeinen in den von BRAUER bei *Hydra* beobachteten Phasen. Zunächst kann man an jungen Keimbläschen stets jene vier von BRAUER (11, S. 181) erwähnten Teile unterscheiden: »eine Membran, ein Fadenwerk, das aus einer achromatischen Grundmasse und aus Chromatinkörnern, die in diese eingelagert sind, sich zusammensetzt, ein großer Nucleolus und ein sich wenig färbender Kernsaft«. Als ein weit verbreitetes, wenn nicht allgemein gültiges Zeichen dafür, daß der Kern einer Keimzelle seine Entwicklung zum Eikern begonnen hat, muß ferner eine Volumenzunahme desselben, eine zeitweilige Abnahme der Affinität seines Nucleolus zu Eisenhämatoxylin, sowie ein deutlicheres Hervortreten seines Fadengerüstes angesehen werden. Diese stark ausgeprägte Fadenstruktur scheint in manchen Fällen von dem Keimbläschen während der ganzen Dauer seines Bestehens beibehalten zu werden (*Margelopsis*). In andern Fällen gewinnt das Innere des Keimbläschens bald ein sehr fein granuliertes Aussehen (*Steenstrupia*, *Eleutheria*), wobei allerdings in der Anordnung dieser Körnchen eine gewisse netzartige Struktur ausgeprägt sein kann (es tritt also nach ROHDE [69, S. 670] eine Verengerung des Plastingerüstes im Keimbläschen ein). Die Beobachtung, daß sich in diesem Stadium das Chromatin nach der Gegend des großen Nucleolus konzentriert, wie BRAUER von *Hydra* berichtet, habe ich nicht gemacht, dasselbe vielmehr in kaum sichtbarer Feinheit überall im Kern verteilt gefunden oder einzelne größere Chromatinpartikel in der Nähe des Kernrandes bemerkt (*Steenstrupia*). Gleichzeitig mit der Änderung der Plasmastruktur geht im Keimbläschen häufig noch insofern eine Veränderung vor sich, als der

Nucleolus in eine Anzahl mit Eisenhämatoxylin sich mehr oder weniger dunkel färbender Teile zerfällt, unter denen sich einer aber stets durch besondere Größe vor den andern als Hauptnucleolus auszeichnet. Eine wesentliche Vermehrung der Nucleolarsubstanz, wie sie BRAUER von *Hydra*, WULFERT von *Gonothyraea loveni*, MORGENSTERN von *Cordylophora lacustris* berichtet, ist mir dabei nicht aufgefallen. In bezug auf seine äußere Gestalt ist der Kern in diesem Zustande häufig stark abgeplattet, wobei der Hauptnucleolus eine exzentrische Lage einnimmt. Als eine allgemein vorkommende Erscheinung muß ferner das Wandern des Keimbläschens nach der Peripherie angesehen werden. Ebenso darf eine mehr oder weniger vollständige Auflösung des Kernes kurz vor den Reifungsteilungen des Eies, wenn man die an den verschiedensten Tierklassen, im besonderen auch die bei zahlreichen Hydroiden gemachten Erfahrungen berücksichtigt, auch für die hier behandelten Medusen angenommen werden, wenn auch diese Rückbildung, weil zum Teil wohl erst nach dem Austritt der Eier aus der Gonade erfolgend, sich nicht in allen Fällen nachweisen ließ.

Die Art und Weise, wie die Auflösung des Keimbläschens sich vollzieht, scheint bei den einzelnen Hydroidenarten nicht unwesentlich verschieden zu sein. Bei *Clava squamata* z. B. bleibt nach HARM (36, S. 135) von dem Kern noch ein Rest, bestehend aus Kernsaft und Achromatin, bis zum Auftreten der ersten Richtungsspindel übrig. In andern Fällen, z. B. bei *Eudendrium racemosum*, *Pennaria tiarella* und *carolinii*, *Parypha crocea*, ist eine gänzliche Auflösung des Kernes, ein zeitweiliges vollständiges Verschwinden seiner Bestandteile im Cytoplasma beobachtet worden. Diese letztere Eigenschaft habe ich bei *Margelopsis haeckeli* und *Hybocodon prolifer* vorgefunden; auch bei *Eleutheria dichotoma* in einem die erste Richtungsspindel zeigenden Ei neben dieser irgendwelche Andeutungen von Kernresten nicht bemerkt. Die betreffende Richtungsspindel, die einzige, welche ich mit absoluter Sicherheit habe beobachten können, zeigte in der Anordnung ihrer deutlich hervortretenden Fasern jene bereits bei den verschiedensten Tierarten (*Ascaris*, *Sagitta*, *Ascidia*, *Hydra*, *Clava squamata*, *Cordylophora lacustris*) bekannte tonnenförmige Gestalt. Den sich nach den Reifungsteilungen bildenden Eikern, kenntlich an dem Fehlen eines Nucleolus und an der »bis zur Unkenntlichkeit« (BRAUER 11, S. 185) feinen Verteilung seines Chromatins, habe ich bei *Margelopsis* beobachten können.

In bezug auf die Umwandlungserscheinungen, die sich im Eiplasma vollziehen, konnten auch bei sämtlichen hier besprochenen Medusen

jene zwei Stadien unterschieden werden, die schon von Eiern der verschiedensten Tierarten bekannt sind. Im ersten Stadium zeigt das Ooplasma eine fast homogene, bzw. äußerst fein granulierte Beschaffenheit, während im zweiten deutlich sichtbare Vacuolen in ihm hervortreten. Die Zeit, in welcher sich der meist sehr allmähliche Übergang zu dem zweiten vacuolisierten Zustand vollzieht, kann mit der Degeneration des Keimbläschens zusammenfallen (*Margelopsis*), liegt im allgemeinen aber wesentlich früher. Anzahl und Form der Vacuolen sind bei den einzelnen Arten außerordentlich verschieden. Während sie mitunter klein und wenig zahlreich sind, verleihen sie im andern Falle durch ihre Größe und Menge dem Eiplasma eine netzartige Struktur, deren Aussehen je nach der Größe der Maschen und der Dicke der dieselben bildenden Stränge wiederum sehr zahlreiche Abstufungen zeigt. Nicht selten findet auch eine Scheidung in ein dichtes vacuolenfreies Exoplasma und ein vacuolenreiches Endoplasma statt. Besonders wichtig ist, daß allgemein mit der Vacuolisierung auch das Auftreten der Dotterelemente beginnt.

Da die Bildung dieser Dottersubstanzen aufs engste mit der Ernährung der Eier zusammenhängt, sei diese hier näher besprochen. Daß die Ernährung bei allen hier behandelten Medusen hauptsächlich durch Assimilation andrer Gonadenzellen erfolgt, ist bereits im Anfang der Zusammenfassung erwähnt worden, ebenso die an und für sich schwer entscheidbare Frage nach der Natur der aufgenommenen Nährzellen dort bereits dahin beantwortet worden, daß eine Scheidung zwischen Ei- und Nährzellen anfangs nicht besteht, diese vielmehr zunächst vollständig gleichwertig sind und erst sekundär gewisse Umstände, die Lage in der Gonade, bei einzelnen Medusen (*Margelopsis*, *Eleutheria*) vielleicht auch die frühere oder spätere Zeit des Auftretens der einzelnen Keimzelle oder auch ein größerer oder geringerer Grad von Widerstandskraft gegen äußere Einflüsse dafür entscheidend werden, welcher Oocytenkern zum Keimbläschen wird und die übrigen Kerne zu unterdrücken vermag. Als einen Beweis hierfür möchte ich noch besonders die Tatsache anführen, daß nicht nur ganz unentwickelte Oocyten, sondern auch solche, welche die Entwicklung zum Ei bereits begonnen haben, von dem Eikörper assimiliert werden, bzw. miteinander zu einem Ei verschmelzen[1]. LABBÉ hat den Gedanken, daß das Ei,

[1] Interessant ist in dieser Hinsicht, daß BRAUER bei *Tubularia mesembryanthemum* in einem Falle ein fast reifes Ei mit zwei Keimbläschen beobachtet hat (12, S. 560, Taf. XXXIII, Fig. 8).

wiewohl eine einheitliche Zelle, ein Verschmelzungsprodukt gleichwertiger Zellen sei, dadurch ausgedrückt, daß er es eine »plasmodiale«[1] Bildung nennt. Ich erkenne die Berechtigung dieses Ausdruckes durchaus an, möchte ihn aber nicht ohne weiteres annehmen, da er mir für die Bezeichnung der verschiedenartigen Prozesse, die bei dem Wachstum der Eier bei den einzelnen Medusen mitwirken, nicht umfassend genug erscheint. LABBÉS Bezeichnung hat jedoch in der Beziehung eine gewisse Anwendbarkeit auf die hier besprochenen Verhältnisse, als sie eine Negierung der früher vielfach (BALFOUR, NUSSBAUM) vertretenen Ansicht in sich schließt, als ob die Aufnahme der Nährzellen ein amöboides Fressen oder eine Phagocytose, d. h. eine Einverleibung der Nährzellen in den Eikörper zum Zweck einer intracellulären Verdauung sei. Mag eine solche Phagocytose bei einigen Cölenteraten, z. B. bei *Pennaria tiarella* (HARGITT 35, S. 185), *Sycandra raphanus* (GÖRICH 25, S. 525) vorkommen, bei den hier behandelten Medusen ist sie ebensowenig die Regel als bei den *Tubularia*-Hydroiden. Kommt auch bei einzelnen dieser Medusen, häufiger bei *Margelopsis haeckeli*, sehr selten bei *Hybocodon prolifer* und *Steenstrupia galanthus*, eine Aufnahme ganzer, mehr oder minder stark degenerierter Nährzellen in den Eikörper vor, so geschieht sie hier meistens nicht zum Zweck sofortiger Auflösung, sondern zwecks Aufspeicherung derselben als Dottersubstanzen. In den weitaus meisten Fällen erfolgt dagegen überhaupt keine Inkorporierung der Nährzelle, sondern eine einfache Angliederung ihrer plasmatischen Substanz an das Eiplasma entweder unter vorheriger völliger Auflösung ihres Kernes (*Eleutheria*) oder unter Einverleibung desselben als »Pseudozelle« in den Eikörper.

Die Art und Weise der Nährzellenassimilation wird dadurch für die Bildung der Dotterelemente im Ei ein wichtiger Faktor. Findet bei einer Art stets eine gänzliche Auflösung des Nährzellkernes vor völliger Verschmelzung von Ei und Nährzelle statt, so kommt es hier nur zur Bildung von Dotterkörnern, d. h. Dotterelementen von meist kugeliger Gestalt und geringer Größe, die cytoplasmatischen Ursprunges sind, also vom Ei selbst ausgeschieden werden. Werden dagegen Nährzellkerne oder Nährzellen als Ganzes aufgenommen, so werden diese in

[1] LABBÉ setzt hier das Wort Plasmodium an Stelle des häufiger angewandten Syncytium mit der Begründung (57, S. 6, Anm. 2): »Dans le plasmodium, qui est une formation secondaire, il y a plusieurs noyaux, parce que les cloisons cellulaires qui séparaient ces noyaux se sont résorbées. Dans le syncytium, qui est une formation primitive, les noyaux proviennent d'un noyau unique, il n'y a jamais eu de cloisons cellulaires, ...«.

der Regel[1] zu Pseudozellen, d. h. dotterartigen Gebilden, die, meist durch ziemlich bedeutende Größe ausgezeichnet, mehr oder weniger ihren ursprünglichen Kerncharakter erkennen lassen. Sie durchlaufen innerhalb des Eies eine regressive Metamorphose, deren Ziel ihre Überführung in eine homogene, flüssigkeitstropfenähnliche Masse ist, so daß damit Dotterkörner und Pseudozellen, die in ihrer physiologischen Bedeutung als Reservestoffe des Eies einander durchaus analog sind, sich auch in ihrer inneren Beschaffenheit nahekommen (wie ich auch bei *Steenstrupia galanthus*, wo Dotterkörner und Pseudozellen nebeneinander vorkommen, einen genetischen Zusammenhang zwischen beiden, bzw. eine Vermehrung der Pseudozellensubstanz durch cytoplasmatische Produkte nicht für ausgeschlossen halte). Für das Aussehen der Pseudozellen bei den einzelnen Medusenarten ist besonders der Umstand von Bedeutung, ob ihre Aufnahme durch das Ei in einem frühen oder späten Degenerationsstadium erfolgt. Im ersten Falle kann man an ihnen eine bunte Mannigfaltigkeit von Degenerationserscheinungen beobachten, im zweiten Falle haben sie eine ziemlich gleichmäßige, hyaline Beschaffenheit.

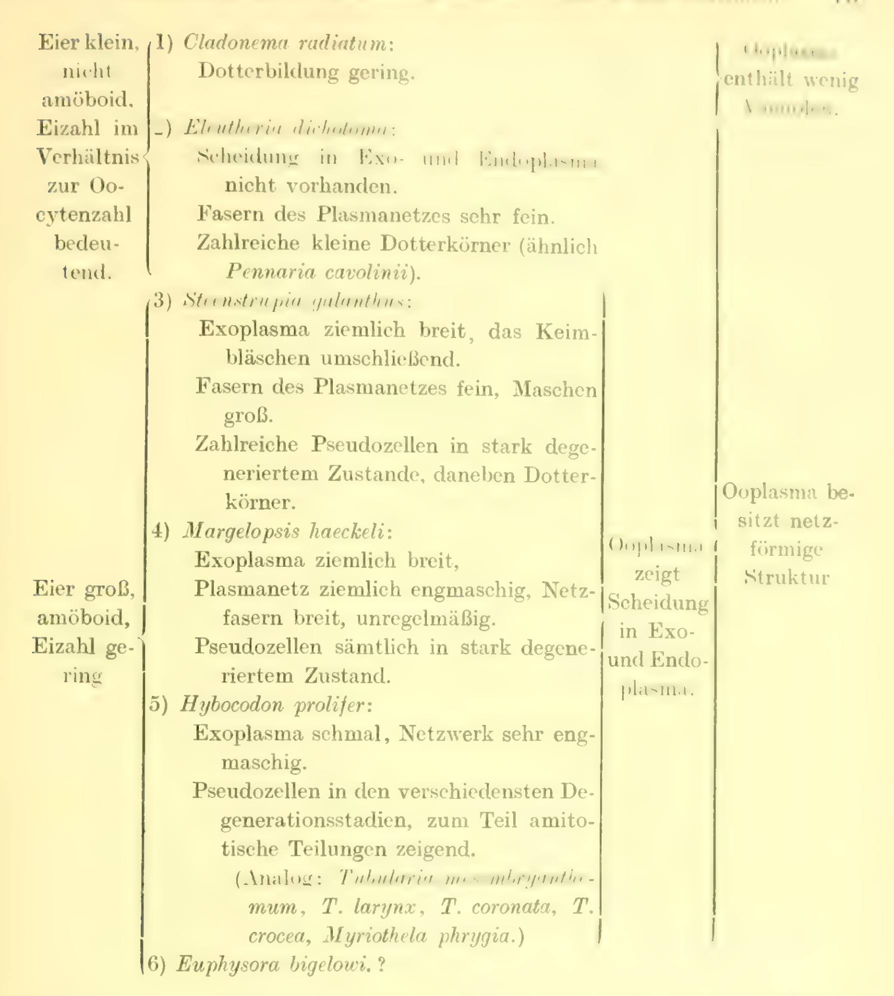
Um eine Übersicht über diese Verhältnisse, zugleich auch über die Eibildung und Plasmabeschaffenheit der einzelnen Arten zu geben, diene die nebenstehende Zusammenstellung:

Die Tabelle, deren Mannigfaltigkeit in bezug auf die für die einzelnen Arten verzeichneten Eigenschaften noch wesentlich erhöht worden wäre, wenn dabei die Ernährungsvorgänge der Eier nähere Berücksichtigung gefunden hätten, zeigt wohl am besten, daß Gesichtspunkte für die Systematik aus dem Studium der oogenetischen Vorgänge und der Eibeschaffenheit kaum gewonnen werden können, und daß man sich bei Beurteilung der hier behandelten Verhältnisse vor Analogieschlüssen von einer Art auf eine nahe verwandte hüten muß[2].

Zum Schluß soll noch kurz auf die Frage eingegangen werden, welche Faktoren bei den hier besprochenen oogenetischen Vorgängen zusammenwirken und im besonderen bei den Assimilationsprozessen des Eies tätig sind. Die diesbezüglichen Verhältnisse sind bereits von Labbé etwas näher untersucht worden, der gemäß seiner Ansicht, daß

[1] Eine Ausnahme ist *Pennaria tiarella*, wo nach den Darstellungen von Smallwood (72) und Hargitt (35) eine rasche Auflösung der Nährzellkerne im Ei stattzufinden scheint.

[2] Ein typisches Beispiel bilden in dieser Hinsicht *Pennaria tiarella* und *P. carolinii*, von denen die erstere nach Hargitt (35, S. 485) die Nährzellen ganz in sich aufnimmt, während sie die zweite in verflüssigtem Zustande »einsaugt«.


<table>
<tr><td rowspan="2">Eier klein, nicht amöboid, Eizahl im Verhältnis zur Oocytenzahl bedeutend.</td><td>1) Cladonema radiatum:
Dotterbildung gering.</td><td></td><td>Ooplasma enthält wenig Vakuolen.</td></tr>
<tr><td>2) Eleutheria dichotoma:
Scheidung in Exo- und Endoplasma nicht vorhanden.
Fasern des Plasmanetzes sehr fein.
Zahlreiche kleine Dotterkörner (ähnlich Pennaria cavolinii).</td><td></td><td rowspan="4">Ooplasma besitzt netzförmige Struktur</td></tr>
<tr><td rowspan="4">Eier groß, amöboid, Eizahl gering</td><td>3) Steenstrupia galanthus:
Exoplasma ziemlich breit, das Keimbläschen umschließend.
Fasern des Plasmanetzes fein, Maschen groß.
Zahlreiche Pseudozellen in stark degeneriertem Zustande, daneben Dotterkörner.</td><td rowspan="3">Ooplasma zeigt Scheidung in Exo- und Endoplasma.</td></tr>
<tr><td>4) Margelopsis haeckeli:
Exoplasma ziemlich breit,
Plasmanetz ziemlich engmaschig, Netzfasern breit, unregelmäßig.
Pseudozellen sämtlich in stark degeneriertem Zustand.</td></tr>
<tr><td>5) Hybocodon prolifer:
Exoplasma schmal, Netzwerk sehr engmaschig.
Pseudozellen in den verschiedensten Degenerationsstadien, zum Teil amitotische Teilungen zeigend.
(Analog: Tubularia mesembryanthemum, T. larynx, T. coronata, T. crocea, Myriothela phrygia.)</td></tr>
<tr><td>6) Euphysora bigelowi. ?</td><td></td><td></td></tr>
</table>

bei *Tubularia* und *Myriothela* das Ei von einer Plasmodiumbildung, einem Zusammenfließen einzelner Oocyten seinen Ausgang nehme, für den Anfang der Eibildung jenen Prozessen chemotaktischer Art eine besondere Bedeutung beimißt, welche man gewöhnlich mit dem Namen Cytotaxis[1] bezeichnet und die zuerst von Roux bei der Wiedervereinigung getrennter Blastomeren des Froscheies beobachtet worden sind. Ob ähnliche Erscheinungen auch bei den hier behandelten Medusen zutage treten, vermag ich nicht zu entscheiden, da mir Beobachtungen am lebenden Material fast gänzlich fehlen; halte jedoch ihr Vorkommen, da aktive amöboide Bewegungen von Oocyten an Cölenteraten verschie-

[1] Nach Labbé Adelphotaxis (adelphotactisme) (57, S. 28).

dentlich beobachtet worden sind, nach dem Bau der Gonaden bei einigen Arten, z. B. *Margelopsis, Euphysora, Cladonema*, für durchaus wahrscheinlich, während es bei andern, z. B. bei *Eleutheria*, infolge der zusammengedrängten Lage der Eier ausgeschlossen sein dürfte. Daß chemische Reize wie bei den eben erwähnten Vorgängen, überhaupt bei den Assimilationsprozessen der Eier eine bedeutende Rolle spielen, ist jedenfalls mit Bestimmtheit anzunehmen. Chemische Einflüsse, vielleicht, wie HARGITT (bezüglich *Pennaria carolinii*) meint, Fermentwirkungen von seiten des Eies sind wahrscheinlich auch die Veranlassung jener Kerndegenerationen, die sich bei *Eleutheria* und ähnlich auch bei *Steenstrupia* in den eine heranwachsende Eizelle umgebenden Oocyten bemerkbar machen, obwohl auch mechanische, z. B. Druckwirkungen (deren Einfluß auf diese Verhältnisse allerdings LABBÉ bezüglich *Myriothela* und *Tubularia* verneint) oder Ernährungsvorgänge vom Entoderm aus hierbei tätig sein können. Gänzlich unaufgeklärt ist auch noch jene im vorstehenden häufig erwähnte Erscheinung der Plasmolyse, bei welcher ganze Zellkomplexe oder einzelne Zellen scheinbar ohne jede äußere Ursache in Degeneration bzw. Auflösung übergehen, um später dem Ei Bildungsmaterial zu liefern. Der Vorgang verdient ein besonderes Interesse aus dem Grunde, da er nicht nur in den Gonaden von Hydroiden weit verbreitet ist, sich z. B. außer bei *Myriothela* und *Tubularia* (wo ihn LABBÉ zuerst entdeckt hat) auch bei *Margelopsis, Eleutheria, Steenstrupia, Hybocodon, Ectopleura* vorfindet, sondern ähnliche Erscheinungen auch bei gewissen pathologischen Prozessen des Menschen, z. B. in Sarcomen und Epitheliomen auftreten. Sucht man überhaupt nach Analogien zu jenen Kern- und Zelldegenerationen, denen bei den hier besprochenen oogenetischen Vorgängen eine so hervorragende Bedeutung zukommt, so findet man solche in nicht geringer Anzahl außer bei Krankheitsprozessen in verdauenden Epithelien[1], in Drüsenzellen (z. B. Milchdrüsenzellen)[2], besonders aber in den Genitalorganen sehr verschiedener, zum Teil hochentwickelter Tierarten (in der Cloake von *Triton*[3], im Hoden von

[1] Vgl. LUKJANOW, Beiträge zur Morphologie der Zelle: Über die epithelialen Gebilde der Magenschleimhaut bei *Salamandra maculosa*. Arch. f. Anat. u. Phys. 1887. Suppl., dazu PLATNER, Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Teilung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXIII, 1889; ferner M. HEIDENHAIN, Beiträge zur Kenntnis der Topographie und Histologie der Cloake. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXV, 1890, S. 256 ff.

[2] NISSEN, Über das Verhalten der Kerne in den Milchdrüsenzellen während deren Absonderung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXVI, 1886.

[3] M. HEIDENHAIN, Beiträge zur Kenntnis und Histologie der Cloake und

Salamandra maculosa[1], in den Graafschen Follikeln gewisser Säugetiere[2]).

Interessant ist noch, daß mächtige amöboide Riesenzellen, also ähnliche Gebilde, wie wir sie in den Eiern gewisser Medusen kennen gelernt haben, auch bei der Eientwicklung einzelner Säugetierarten eine wichtige Rolle spielen. Ich verweise hier auf die in der Eikammer von Feldmäusen vorhandenen, neuerdings von Disse[3] genauer beschriebenen »Macrophagen«. Die betreffenden Zellen ähneln (abgesehen von Kern- und Plasmastruktur) den hier besprochenen amöboiden Eiern außerordentlich, sowohl in ihrem Aussehen[4] als auch in ihren phagocytären Eigenschaften; und man muß bei Vergleichung ihrer Tätigkeit mit den hier beschriebenen Vorgängen unwillkürlich an eine durchgeführte Arbeitsteilung denken, insofern diese vom mütterlichen Organismus gebildeten Riesenzellen durch Arrosion der Blutbahnen, durch Resorption von Decidua- und Blutzellen und der in der Eikammerwandung gebildeten Symplasmen dem sich entwickelnden Ei die Nahrungsstoffe herbeischaffen und vorbereiten, ihm also einen Teil der Funktionen abnehmen, welche das Medusenei vermöge seiner amöboiden Fortsätze selbst ausführt.

Altona, im Juli 1907.

Literaturverzeichnis.

1. M. Aders, Beiträge zur Kenntnis der Fortpflanzung und der männlichen Genitalorgane bei den Cölenteraten. Diese Zeitschr. Bd. LXXIV, 1903.
2. L. Agassiz, Contributions to the natural history of the United States of America. 2. Mon. Vol. IV. Boston 1862.
3. K. A. Allen, Contribution to the development of Parypha Crocea. Biol. Bull. Boston. Vol. I. 1900.

---

ihrer drüsigen Adnexa bei den einheimischen Tritonen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXV, 1890.

[1] Hermann, Beiträge zur Histologie des Hodens. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXIV, 1889. — L. Drüner, Beiträge zur Kern- und Zelldegeneration und ihrer Ursache. Jen. Zeitschr. für Natw. Bd. XXVIII, 1894.

[2] W. Flemming, Über die Bildung von Richtungsfiguren in Säugetiereiern beim Untergang Graafscher Follikel. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. Jahrg. 1885.

[3] J. Disse, Die Eikammer bei der Feldmaus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXVIII, 1906.

[4] Vgl. die von Disse gelieferte Abbildung Taf. XV, Fig. 7 mit der hier beigegebenen Fig. 20.

4. G. J. Allman, A Monograph of the Gymnoblastic or Tubularian Hydroids. Ray Society. London 1871.
5. Balbiani et Henneguy, Sur la signification physiologique de la division cellulaire directe. Compt. rend. de l'Ac. d. Sc. Bd. CXXIII. 1896.
6. F. Balfour, Handbuch der vergleichenden Embryologie. 2 Bde. Jena 1880.
7. R. S. Bergh, Studien über die erste Entwicklung des Eies von Gonothyraea loveni. Morph. Jahrb. Bd. V. 1879.
8. W. Bergmann, Untersuchungen über die Eibildung bei Anneliden und Cephalopoden. Diese Zeitschr. Bd. LXXIII. 1903.
9. J. Blochmann, Über direkte Kernteilung in der Embryonalhülle der Skorpione. Zool. Jahrb. Bd. X. 1885.
10. Th. Boveri, Zellenstudien. Heft I—V. Jena.
11. A. Brauer, Über die Entwicklung von Hydra. Diese Zeitschr. Bd. LII. 1891.
12. — Über die Entstehung der Geschlechtsprodukte und die Entwicklung von Tubularia mesembryanthemum. Diese Zeitschr. Bd. LII. 1891.
13. E. F. Browne, British Hydroids and Medusae. Proc. of the Zool. Soc. of London 1896.
14. — Fauna and Flora of Valencia Harbour, Ireland. Proc. of the Royal Irish Academy. 3 Ser. Vol. V. 1898—1900.
15. J. Ciamician, Zur Frage über die Entstehung der Geschlechtsstoffe bei den Hydroiden. Diese Zeitschr. Bd. XXX. 1878.
16. — Über den feineren Bau und die Entwickelung von Tubularia mesembryanthemum. Diese Zeitschr. Bd. XXXII. 1879.
17. R. E. Claparède, Beiträge zur Kenntnis der Eleutheria dichotoma. Beobachtungen über Anatomie und Entwicklungsgeschichte wirbelloser Tiere. Leipzig 1863.
18. Conant, The Cubomedusae. Mem. from the Biol. Lab. of the John Hopk. University. Baltimore 1900.
19. Delages-Hérouard, Traité de Zoologie Concrète. Les Coelentérés. Paris 1901.
20. Th. Doflein, Die Eibildung bei Tubularia. Diese Zeitschr. Bd. LXII. 1897.
21. Frenzel, Die nucleoläre Kernhalbierung. Biol. Centralbl. 1891.
22. K. Fiedler, Über Ei- und Samenbildung bei Spongilla fluviatilis. Diese Zeitschr. Bd. XLVII. 1888.
23. A. Goette, Über die Entwicklung der Hydromedusen. Zool. Anz. Bd. XXVII 1904.
24. W. Görich, Zur Kenntnis der Spermatogenese bei den Poriferen und Cölenteraten. Zool. Anz. Bd. XXVII. 1904.
25. — Zur Kenntnis der Spermatogenese bei den Poriferen und Cölenteraten nebst Bemerkungen über die Oogenese der ersteren. Diese Zeitschr. Bd. LXXVI. 1904.
26. G. Grönberg, Beiträge zur Kenntnis der Gattung Tubularia. Zool. Jahrb. Bd. XI. 1898.
27. K. Grünberg, Untersuchungen über die Keim- und Nährzellen in den Hoden und Ovarien der Lepidopteren. Diese Zeitschr. Bd. LXXIV. 1903.
28. R. T. Günther, On the Structure and Affinities of Mnestra parasitica. Mitt. d. Zool. Stat. Neapel. Bd. XVI. 1904.

29. E. Haeckel, System der Medusen. Jena 1879.

30. V. Haecker, Das Keimbläschen, seine Elemente und Lageveränderungen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLI. 1893.

31. O. Hamann, Die Urkeimzellen im Tierreich und ihre Bedeutung. Jen. Zeitschr. f. Natw. Bd. XXI. 1887.

32. Chas. W. Hargitt, A Contribution to the Natural History and Development of Pennaria tiarella Mc. Cr. Amer. Nat. Bd. XXXIV. 1900.

33. — Notes on some Hydromedusae from the Bay of Naples. Mitt. d. Zool. Stat. Neapel. Bd. XVI. 1903/04.

34. — The Early Development of Eudendrium. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ont. Bd. XX. 1904.

35. — The Early Development of Pennaria tiarella Mc. Cr. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. XVIII. 1903.

36. K. Harm, Die Entwicklungsgeschichte von Clava squamata. Diese Zeitschr. Bd. LXXIII. 1903.

37. Cl. Hartlaub, Beobachtungen über die Entstehung der Sexualzellen bei Obelia. Diese Zeitschr. Bd. XLI. 1885.

38. — Über den Bau der Eleutheria Quatref. Zool. Anz. Jahrg. IX. 1886.

39. — Zur Kenntnis der Cladonemiden. Zool. Anz. Jahrg. X. 1887.

40. — Zur Kenntnis der Anthomedusen. Nachr. d. Kgl. Ges. d. Wissschftn. zu Göttingen 1892.

41. — Die Cölenteraten Helgolands. Wissensch. Meer.-Unt. Neue Folge. Bd. I. Heft 1. 1896.

42. — Die Hydromedusen Helgolands. Wissensch. Meer.-Unt. N. F. Bd. II. Heft 1. 1897.

43. — Zur Kenntnis der Gattungen Margelopsis und Nemopsis. Nachr. d. Kgl. Ges. d. Wiss. z. Göttingen. Math.-phys. Klasse. 1899.

44. — Bericht über eine zoologische Studienreise nach Frankreich, Großbritannien und Norwegen, ausgeführt im Frühjahr 1902. Wiss. Meer.-Unt. N. F. Bd. V. Abt. Helgoland. 1904.

45. — Referat über: »Dendy, On a free swimming Hydroid of Pelagohydra mirabilis« (Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XLVI. 1902). Biol. Centralbl. Jahrg. X. 1903.

46. — Craspedote Medusen. 1. Tl. 1. Lfrg. Codoniden und Cladonemiden. Nordisches Plankton. 6. Lfrg. Kiel 1907.

47. Th. Hincks, On Clavatella, a new Genus of Corynoid Polypes and its Reproduction. Ann. and Mag. of Nat. Hist. III Ser. Bd. VII. 1861.

48. Hincks-Holdworth, British Zoophytes. London 1868.

49. Jickeli, Der Bau der Hydroidpolypen II. Morph. Jahrb. Bd VIII. 1883.

50. N. Kleinenberg, Hydra. Eine anatomisch-entwicklungsgeschichtliche Untersuchung. Leipzig 1872.

51. — Über die Entstehung der Eier bei Eudendrium ramosum. Diese Zeitschr. Bd. XXXV. 1881.

52. A. Korotneff, Zur Kenntnis der Embryologie von Hydra. Diese Zeitschr. Bd. XXXVIII. 1883.

53. — Contribution à l'étude des Hydroides. Arch. de zool. exp. et gén. II Ser. Bd. VI. 1888.

54. Korschelt u. Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allg. Teil. I. 1902.

55. A. Krohn, Beobachtungen über den Bau und die Fortpflanzung der Eleutheria Quatref. Wiegmanns Arch. f. Natg. Jahrg. XXVII. 1861.

56. A. Labbé, La formation de l'œuf dans les genres Myriothela et Tubularia. Compt. rend. de l'Ac. d. Sc. Bd. CXXVIII. 1899.

57. — L'ovogenèse dans les genres Myriothela et Tubularia. Arch. de zool. exp. et gén. T. VII. 1899.

58. O. Maas, Die craspedoten Medusen der Siboga-Expedition. Leiden 1905.

59. A. J. May, A Contribution to the morphology and development of Corymorpha pendula Ag. Amer. Nat. Bd. XXXVII. 1903.

60. E. Metschnikoff, Embryologische Studien an Medusen. Wien 1886.

61. P. Morgenstern, Untersuchungen über die Entwicklung von Cordylophora lacustris Allm. Diese Zeitschr. Bd. LXX. 1901.

62. M. Nussbaum, Über die Veränderungen der Geschlechtsprodukte bis zur Eifurchung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIII. 1884.

63. — Über die Teilbarkeit der lebendigen Materie. (Beiträge zur Naturgeschichte des Genus Hydra.) Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIX. 1887.

64. W. Paulcke, Über die Differenzierung der Zellelemente im Ovarium der Bienenkönigin. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd. XIV. 1901.

65. K. F. Perkins, Double Reproduction in the Medusa Hybocodon prolifer. Amer. Nat. Bd. XXXVIII. 1904.

66. G. Platner, Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Teilungserscheinungen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXIII. 1889.

67. F. Preusse, Über die amitotische Kernteilung in den Ovarien der Hemipteren. Diese Zeitschr. Bd. LIX. 1895.

68. A. de Quatrefages, Mémoire sur l'Eleuthérie dichotome (Eleutheria dichotoma Nob.) nouveau genre de Rayonnés, voisin des Hydres. Ann. des Sc. Nat. Sér. II. T. XVIII.

69. E. Rohde, Untersuchungen über den Bau der Zelle. I. Kern und Kernkörper. Diese Zeitschr. Bd. LXXIII. 1903.

70. M. Sars, New and little known Coelenterates. Fauna littoralis Norwegiae. Bergen 1877.

71. A. Schneider, Über die Auflösung der Eier und Spermatozoen in den Geschlechtsorganen. Zool. Anz. Bd. III. 1880.

72. M. Smallwood, A Contribution to the Morphology of Pennaria tiarella Mc. Crady. Amer. Nat. Bd. XXXIII. 1899.

73. A. Spagnolini, Catalogo sistematico degli Acalefi del Mediterraneo. Milano 1877.

74. J. Thallwitz, Über die Entwicklung der männlichen Keimzellen bei den Hydroiden. Jen. Zeitschr. f. Natw. Bd. XVIII. 1885.

75. C. Thesing, Beiträge zur Spermatogenese der Cephalopoden. Diese Zeitschr. Bd. LXXVI. 1904.

76. C. Tönniges, Beiträge zur Spermatogenese und Oogenese der Myriapoden. Diese Zeitschr. Bd. LXXI. 1902.

77. A. Weismann, Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen. Jena 1883.

78. R. WOLTERECK. Zur Bildung und Entwicklung des Ostracodeneies. Diese Zeitschr. Bd. LXIV. 1898.

79. J. WULFERT. Die Embryonalentwicklung von Gonothyraea loveni. Diese Zeitschr. Bd. LXXI. 1902.

80. H. E. ZIEGLER. Die biologische Bedeutung der amitotischen (direkten) Kernteilung im Tierreich. Biol. Centralbl. Bd. XI. 1891.

Erklärung der Abbildungen.

Die Figuren sind sämtlich in Höhe des Objekttisches mit dem ABBÉschen Zeichenapparat und, soweit nicht andres bemerkt ist, bei einer Tubuslänge von 160 mm mit ZEISS Homog. Imm. Apochr. 2 mm, Ap. 1.30 und Komp.-Oc. 6 gezeichnet worden.

Bezeichnungen:

d, dorsal;
drz, Drüsenzelle;
dz, Deckzelle;
ekt, Ectoderm;
ent, Entoderm;
ep, Gonadenepithel;
kbl, Keimbläschen;
m, Manubrium;
nw, Nesselwulst;
nz, Nährzelle;
oc, Oocyte;
og, Oogonie;
ov, Ei;
psz, Pseudozelle;
rc, Ringkanal;
sc, Sexualkanal;
st, Stützlamelle;
v, Velum.

Tafel III.

Cladonema radiatum.

Fig. 1 (gez. von Prof. Dr. CL. HARTLAUB). Querschnitt durch eine zwittrige Gonade. Vergr. 1 : 120.

Fig. 2. Drüsenzellen des Manubriumentoderms mit Granulabildung.

Eleutheria dichotoma.

Fig. 3 (gez. von Prof. Dr. CL. HARTLAUB). Querschnitt in Höhe des Ringkanals (schwache Vergrößerung).

Fig. 4 *a* und *b*. Drüsenzellen des Magenentoderms.

Fig. 5 *a*. Keimlager im Rückenectoderm einer jungen Meduse. Tubuslänge 170 mm. ZEISS Apochr. 2,0 mm, Ap. 1,30. Komp.-Oc. 6.

Fig. 5 *b*. Einzelne Keimzellen (*kz*) im Rückenectoderm. LEITZ Hom. Imm. Apochr. 2,0 mm, Komp.-Oc. 12. Tubl. 170 mm.

Fig. 6. Keimzellen im oberen Teile der Subumbrella eines jungen weiblichen Exemplares. ZEISS Hom. Imm. Apochr. 2,0 mm, Ap. 1,30. LEITZ Komp.-Oc. XII. Tubl. 160 mm.

Fig. 7. Längsschnitt durch einen Sexualkanal mit männlichem Keimlager (*kns*, Knospungsstelle; *cn*, Nesselzellen). LEITZ Hom. Imm. Apochr. 2,0 mm. LEITZ Komp.-Oc. 4. Tubl. 170

Tafel IV.

Fig. 8. Ovarium, in Entwicklung begriffen.

Fig. 9 *a* und *b*. Keimbläschen zweier nahezu reifen Eier.

Fig. 10. Teil eines Ovariums. Ei mit Nährzellen.

Fig. 11. Teil eines Ovariums. Ei mit stark degenerierten Nährzellen (*nz*).

Margelopsis haeckeli.

Fig. 12. Schnitt durch die Manubriumwandung einer jungen Meduse, im Ectoderm Keimzellen (*kz*), im Entoderm Drüsenzellen, vom Schnitt in ihrem untersten Teile getroffen.

Fig. 13. Oocyten einer jungen Gonade ♀. Der Kern der einen Oocyte (*kbl*) zeigt durch seine Größe und das Hervortreten des Fadengerüstes die ersten Zeichen seiner Entwicklungsfähigkeit zum Keimbläschen, andre (*nz*) im Auftreten eines hellen Ringes um den Nucleolus die ersten Zeichen der beginnenden Degeneration.

Fig. 14. Ei im Beginne der Vacuolisierung mit Pseudopodien (*ps*), umgeben von Oocyten und Nährzellen. Zeiss Hom. Imm. Apochr. 2,0 mm, Ap. 1,30. Leitz Komp.-Oc. 4. Tubl. 160 mm.

Fig. 15. Keimbläschen in Degeneration.

Fig. 16. Teil eines vacuolisierten Eies (*expl.* Exoplasma).

Fig. 17. Tangentialschnitt durch ein Ei mit regeneriertem Eikern (*k*), Richtungskörperchen (*rk*)? Leitz Komp.-Oc. 4. Tubl. 160 mm. Zeiss Hom. Imm. Apochr. 2,0, Ap. 1,30.

Tafel V.

Fig. 18. Schnitt durch eine Planulalarve (*n*, Zellkerne).

Fig. 19. Längsschnitt durch eine Actinulalarve (*fs*, spätere Fußscheibe; *t*, Tentakel). Leitz Oc. 1. Obj. 7. Tubl. 160 mm.

Steenstrupia galanthus.

Fig. 20. Mittelgroßes, noch nicht vacuolisiertes Ei, umgeben von Oocyten, die zum Teil in Degeneration begriffen sind.

Fig. 21. Keimbläschen eines großen amöboiden, noch nicht vacuolisierten Eies.

Fig. 22. Keimbläschen eines amöboiden, vacuolisierten Eies.

Fig. 23. Degenerierende Nährzelle (Safranin-Lichtgrünfärbung).

Fig. 24. Pseudozellen (Safranin-Lichtgrünfärbung).

Zur Kenntnis der Monocelididae.

Von

Cand. phil. **Ada Midelburg.**

Mit Tafel VI und 4 Figuren im Text.

Die vorliegende Arbeit wurde im zoologischen Institut der Grazer Universität angefertigt. Das Material erhielt ich in konserviertem Zustande von Herrn Prof. Böhmig, der mir auch einige Schnittserien zur Verfügung stellte. Ich ergreife die Gelegenheit, gleich an dieser Stelle Herrn Hofrat Prof. Dr. L. v. Graff für das besondere Wohlwollen sowie für das lebhafte Interesse, das er dieser Arbeit entgegenbrachte, zu danken. Meinen besonderen Dank schulde ich meinem hochgeschätzten Lehrer, Herrn Prof. Dr. L. Böhmig, für die in liebenswürdigster Weise reichlich gespendete Hilfe. Das Material bestand aus *Monocelis lineata* (Müller), *Monocelis balanocephala* (Böhmig) (*Automolos balanocephalus*) und einer dritten aus Triest stammenden Form, die vom Sammler, Herrn Privatdozenten Dr. F. Fuhrmann in Graz, als *Monocelis bipunctata* Leydig bestimmt worden war. Bei der näheren Untersuchung ergab sich jedoch, daß sie mit *Monocelis bipunctata* nicht identisch und auch auf keine der bekannten Formen zu beziehen war. Ich habe dieselbe zu Ehren des Sammlers *Monocelis fuhrmanni* n. sp. benannt. Außerdem stand mir auch Material von *Otomesostoma auditivum* (Pless.) zur Verfügung; dieses Turbellar, welches auch von dem neuesten Untersucher Hofsten (11, S. 553), allerdings als Repräsentant eines besonderen Genus, in der Familie der Monocelididen belassen wird, zeigt in seiner Organisation so viele Eigentümlichkeiten, daß es mir vorteilhafter erscheint, es als den Vertreter einer besonderen Unterfamilie aufzufassen; die Gründe hierfür werde ich am Schlusse der vorliegenden Arbeit anführen. Die Monocelididen sind von Graff (8, S. 417) mit Rücksicht auf die Konfiguration des Copulationsapparates in die beiden Genera *Monotus* und *Automolos* geschieden worden. Im

Böhmig als erster darauf aufmerksam machte, daß wahrscheinlich stets drei bzw. vier Geschlechtsporen vorhanden sind und der Genitalapparat der Vertreter beider Genera im wesentlichen vollständig übereinstimmend gebaut ist. Nachdem nun, wie ich nachweisen werde, die Dinge bei *Monocelis fuhrmanni*, *M. fusca* und *M. bipunctata* genau so liegen, wie sie von Böhmig für *Monocelis lineata* und *Automolos balanocephalus* beschrieben wurden, liegt kein Grund mehr vor, die Graffsche Einteilung in die Genera *Monotus* und *Automolos* aufrecht zu erhalten, und weiterhin muß aus Gründen der Priorität an Stelle des Genusnamens *Monotus* der Name *Monocelis* treten.

Von *Monocelis fusca* Oerst. und *Monocelis bipunctata* habe ich nur den Copulationsapparat untersucht, da im übrigen der Erhaltungszustand ein zu ungünstiger war.

Das Epithel der Monocelididen erscheint auf den ersten Blick als eine schmale homogene Schicht, welche Flimmerhaare trägt und der Kerne gänzlich zu entbehren scheint. Es liegen dieselben Verhältnisse wie z. B. beim Tricladenpharynx vor, insofern die kernhaltigen Teile der Epithelzellen in die Tiefe unter die Muskelschicht gerückt sind und nur die distalsten Partien, die sog. Epithelialplatten, oberflächlich liegen. Es handelt sich also hier um ein eingesenktes Epithel, wie es bei Turbellarien nicht selten beobachtet wird. Da eingesenkte Epithelien bei den Turbellarien erst durch die Untersuchungen Janders im Jahre 1897 (12) bekannt wurden, so ist es begreiflich, daß diese Epithelialplattenschicht von Graff als ein sehr plattes Epithel beschrieben werden konnte (8, S. 46). Außer diesen cilientragenden Epithelzellen finden sich an dem verbreiterten Hinterende des Körpers cilienfreie Zellen, die als Klebzellen bezeichnet werden; auf ihren Bau werde ich später näher eingehen. Die Höhe der Epithelialplatten variiert zwischen 1 μ (*M. balanocephala*) und 2,19 μ (*M. lineata*), eine mittlere Stellung nimmt mit 1,46 μ *M. fuhrmanni* ein. Die Epithelialplatten zeigen auf Quer- und Längsschnitten bei *M. lineata*, bei Anwendung sehr starker Vergrößerung, eine deutliche Vertikalstreifung, die vielleicht auf eine fibrilläre Struktur hindeutet. Für die beiden andern erwähnten Formen vermochte ich ein derartiges Verhalten nicht festzustellen. Dieser, bei Oberflächenbetrachtung eine unregelmäßige polygonale Felderung zeigenden Schicht sitzen die Cilien direkt auf, nur an einem Präparat von *M. lineata* ließ sich an der Ansatzstelle der Cilien eine Reihe dunkler gefärbter, kleiner Pünktchen unterscheiden, die man wohl als Basalkörperchen auffassen muß, während

an den übrigen Präparaten ein einfacher schwarzer Strich als Ausdruck der verschmolzenen Basalkörperchen zu erkennen war. Die Höhe der Cilien ist, bei ein und demselben Tiere, an verschiedenen Körperpartien verschieden. Die längsten Cilien finden sich immer an der vorderen Körperspitze, die niedersten auf der Dorsalseite. [*M. lineata*: vordere Körperspitze 8,76 μ, Ventralseite 7,3 μ, Dorsalseite 3,65 μ — *M. balanocephala*: vordere Körperspitze 4,68 μ, Ventralseite 4,26 μ, Dorsalseite 2,84 μ — *M. fuhrmanni*: vordere Körperspitze 2,92 μ, Ventralseite 2,19 μ, Dorsalseite 1,46 μ.]

Der kernführende Teil der Epithelzelle liegt, wie schon vorhin erwähnt, nach innen vom Hautmuskelschlauche im Mesenchym (Taf. VI, Fig. 1). Dieser Teil der Epithelzelle hat eine birnförmige Gestalt; in dem basalen Teile liegt der ansehnliche, rundlich oder ovale, intensiv färbbare Kern, dessen Durchmesser bei *M. balanocephala* und *M. fuhrmanni* zwischen 3,84 und 3,65 : 2,19 μ schwankt. Bezüglich der Epithelkerne von *M. lineata* sei bemerkt, daß nicht selten eine spindelförmige Gestalt zu erkennen ist (Taf. VI, Fig. 1). Derartige Kerne haben eine Länge von etwa 8,03 μ und eine Breite von 2,92 μ. Während bei *M. balanocephala* und *M. fuhrmanni* die Verbindung des kernführenden Abschnittes mit der Epithelialplatte durch einen einfachen Plasmastrang hergestellt wird (Taf. VI, Fig. 23), sehen wir, daß sich dieser Plasmastrang bei *M. lineata* mehrfach verzweigt (Taf. VI, Fig. 1).

Am Hinterende der Tiere treten an Stelle der Flimmerzellen eigenartig umgewandelte Zellen auf, die als Klebzellen oder auch als Haftpapillen von den Autoren bezeichnet werden. Diese Klebzellen bedecken bei *M. lineata*, wo ich ihren Bau am genauesten studierte, fast das ganze Hinterende. Sie beginnen ventral direkt hinter der weiblichen Geschlechtsöffnung und finden sich von hier an sowohl auf der ventralen als dorsalen Körperfläche, sowie auch an den lateralen Partien. Am besten lassen sich diese Zellen an Tieren beobachten, die im Moment der Konservierung an die Unterlage festgeheftet waren. Sie besitzen in diesem Zustand die Form ansehnlicher, an ihrem freien Rande gezackter Papillen und ähneln in dieser Hinsicht den bei marinen Tricladen beobachteten Haftzellen. Infolge der sehr geringen Tinktionsfähigkeit des Plasmas sind diese Zellen, deren Kerne (Taf. VI, Fig. 2) allem Anschein nach ebenfalls einwärts vom Hautmuskelschlauch gelegen sind, nur schwierig zu erkennen; dagegen tritt stets am ungefärbten Präparat das in ihnen enthaltene Secret sehr deutlich hervor. Die Untersuchung günstiger Schnittpräparate läßt erkennen, daß das Secret nicht von den Epithelzellen selbst produziert wird, sondern

daß mit diesen besondere eosinophile Drüsenzellen in Verbindung stehen, die in unregelmäßiger Anordnung in das Mesenchym eingebettet sind (Taf. VI, Fig. 6). Innerhalb der Epithelzellen ist das feinkörnige Secret in Form parallel angeordneter Stränge zu erkennen (Taf. VI, Fig. 2), die zunächst bei ihrem Austritt aus der Zelle zu einem größeren Strange zusammenfließen, der sich häufig mit einem solchen einer andern Zelle vereint. Durch weitere Vereinigungen kommt es zur Ausbildung ansehnlicherer Secretmassen (Taf. VI, Fig. 6), die schließlich zu den wenig scharf umschriebenen Drüsen führen. Aus dieser Darstellung geht hervor, daß wahrscheinlich mehrere Epithelzellen mit einer Drüsenzelle in Verbindung stehen. Ich kann dies allerdings nicht mit voller Sicherheit behaupten, da im einzelnen die Verfolgung der Drüsenstraßen von der Epithel- bis zur Drüsenzelle eine außerordentlich schwierige ist. Es muß auch dahingestellt bleiben, ob das Secret durch besondere Ausführgänge zu den Epithelzellen hingeleitet wird, oder ob es nur durch Mesenchymlücken dahingelangt. Nach der Auffassung Graffs sind die Haftpapillen der Monocelididen wahrscheinlich als im Epithel gelegene Drüsenzellen aufzufassen (9, S. 2022 u. 2023), welcher Anschauung ich mich dem Gesagten zufolge nicht anzuschließen vermag. Es ergibt sich vielmehr eine weitgehende Übereinstimmung mit den Befunden Wagners bei *Microstoma lineare* (20, S. 3) und vornehmlich Böhmigs bei *Procerodes ulvae* (2, S. 215). Unterschiede zwischen dem Verhalten bei *Microstoma lineare* und den Monocelididen liegen darin, daß bei dem erstgenannten Strudelwurme — wenigstens der Abbildung nach — jede Epithelzelle von dem einfachen Ausführungsgange einer Drüsenzelle durchbohrt wird, während bei den letzteren sowie bei *Procerodes*, *Sabussowia*, *Cercyra* (2, S. 230—231), fernerhin nach Hofsten bei den Dalyelliiden (11, S. 467—468) zahlreiche feine Drüsenausführungsgänge in eine Epithelzelle eindringen, wobei diese Ausführungsgänge unter Umständen mit verschiedenen Drüsenzellen in Verbindung stehen können, oder aber eine Drüsenzelle mit einer Anzahl von Epithelzellen in Verbindung tritt. Das eingangs erwähnte, eigentümlich gezackte Aussehen der Haftzellen wird meines Erachtens bedingt durch die ausgetretenen Secrettröpfchen; die voll vom Secret erfüllten und durch dieses fest an die Unterlage gehefteten Zellen werden infolge eines Zuges, oder aber infolge einer Kontraktion der zwischen ihnen gelegenen Partien unter Umständen weit nach außen hervorspringen und so jenes eigentümliche Bild bieten, das jedem Beobachter dieser Tiere sofort in die Augen fällt und die oft barocke Gestalt des Hinterendes bedingt.

Bei den verschiedenen Formen ergeben sich im übrigen nur

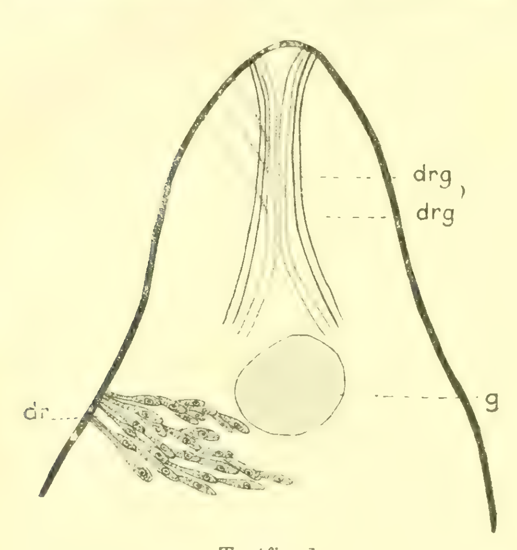
Differenzen hinsichtlich der Größe; die ansehnlichsten besitzt *M. lineata* (13, 14 μ), bei den beiden übrigen Arten betrug die Länge nur etwa 2,92 μ.

Der vom Epithel durch eine zwar dünne, aber stets deutlich hervortretende Basalmembran getrennte Hautmuskelschlauch besteht, wie auch Graff angibt (8, S. 65), aus einer äußeren schwachen Ringmuskelschicht und einer inneren, stärker entwickelten Längsmuskelschicht. Die Ringmuskeln sind oft so zart, daß sie zuweilen schwierig von Durchschnitten der Plasmafortsätze der Epithelialplatten zu unterscheiden sind. Bei *M. lineata*, nicht aber bei *M. balanocephala* und *M. fuhrmanni* sind, wie Graff speziell auch für *M. fusca* angibt (9, S. 66), die Längsmuskeln in Bündeln angeordnet. Jedes Bündel besteht aus sechs bis zwölf Fasern, und von diesen sind immer wieder einige zu einem kleineren Bündel innerhalb des größeren vereint. Mit Rücksicht auf den sehr geringen Querschnitt der einzelnen Fasern war es mir nicht möglich, zu erkennen, ob die bei Turbellarien so häufig vorkommende Differenzierung in eine Mark- und Rindenschicht vorhanden ist oder nicht.

Außer den genannten Muskeln finden sich bei den Monocelididen, der ganzen Längsausdehnung des Körpers entlang, in ziemlich regelmäßiger Anordnung äußerst dünne dorsoventrale Muskelfasern. Am deutlichsten und ziemlich leicht nachweisbar sind sie bei *M. lineata*, während sie bei *M. fuhrmanni* sehr schwierig zu erkennen sind.

Die Drüsen treten bei den von mir untersuchten Arten in sehr verschiedener Ausbildung und Anordnung auf. Bei *M. lineata* finden wir zunächst in ziemlich gleichmäßiger Verteilung, dicht unterhalb des Hautmuskelschlauches gelegen, birnförmige Drüsenzellen, die auch in bezug auf ihre Größe nur geringe Unterschiede erkennen lassen. Mit Farbstoffen färben sie sich nur wenig; manche von ihnen nehmen bei Doppeltinktion mit Hämatoxylin-Eosin einen leicht blauen oder einen schwach roten Ton an, andre färben sich überhaupt nicht. Ich muß es dahingestellt sein lassen, ob diejenigen Drüsen, welche sich überhaupt nicht tingierten, secretleer waren, was mir das wahrscheinlichere ist, oder ob ihr Secret in den Balsampräparaten vollständig unsichtbar wurde. — Eine besondere Gruppe cyanophiler Drüsen findet sich hinter dem Gehirn zwischen diesem und den ersten Hoden. Ihre Ausführungsgänge wenden sich sämtlich in steil absteigendem Verlauf der Ventralseite zu, hier auf einem ziemlich ansehnlichen Feld ausmündend (Textfig. 1 *dr*). Die Drüsen sind im Vergleich zu den früher erwähnten

sehr schlank, oft fast spindelförmig; der Kern enthielt stets einen eosinophilen Nucleolus. Längs- und Flächenschnitte durch die Körperspitze lassen zahlreiche Drüsenausführungsgänge erkennen, welche zum kleineren Teil ein eosinophiles, zum größeren ein cyanophiles Secret führen. Diese Drüsenausführungsgänge münden an der vorderen Körperspitze aus, in deren Umgebung einen Ring bildend (Textfig. 1 *drg*).



Textfig. 1.
Monocelis lineata. Längsschnitt durch das Vorderende, schematisiert.

Die zu ihnen gehörigen Zellen liegen zum Teil vor dem Gehirn, zum Teil seitlich von demselben und erstrecken sich in den lateralen Partien caudad bis zum Beginn der Dotterstöcke; von den früher erwähnten unterscheiden sie sich durch ihre geringere Größe und ein homogeneres Aussehen.

Von diesen Drüsen finden wir die an erster Stelle erwähnten bei *M. fusca* und *M. balanocephala* wieder, sie fehlen dagegen, soviel ich gesehen habe, *M. fuhrmanni.* Es ergeben sich jedoch insofern gewisse Unterschiede, als ihre Ausbildung bei *M. fusca* eine viel bedeutendere ist, und weiterhin nehmen sie stets mit Hämatoxylin eine intensive Färbung an; für diese Art wurden sie bereits von Graff beschrieben und abgebildet (8, S. 60). Weniger stark entwickelt sind sie bei *M. balanocephala*; sie treten hier besonders reichlich in den lateralen Partien des Körpers auf. Ihr Secret färbt sich gleich wie bei *M. fusca* tief blau, tritt aber in Form kleiner stäbchenartiger Gebilde auf. Die für *M. lineata* zuletzt erwähnten, an der vorderen Körperspitze ausmündenden Kopfdrüsen sind bei sämtlichen Formen zu erkennen, wenn auch der Grad ihrer Ausbildung ein verschiedener ist; am schwächsten entwickelt zeigen sie sich bei *M. fuhrmanni.* Graff spricht sowohl bei *M. fusca* als auch bei *M. lineata* (8, S. 419 u. 422) von Stäbchen, welche besonders bei der ersten Form in Paketen in der Haut gelegen seien, ich habe dieselben weder bei der einen noch bei der andern Art bemerkt und

habe mich auch vergeblich bemüht, innerhalb des Mesenchyms Rhabditenzellen aufzufinden.

Das mesenchymatöse Gewebe ist in nur geringer Menge vorhanden und zum Teil mit Rücksicht hierauf sehr schwierig zu untersuchen. Es besteht, soviel ich sehe, aus verästelten Zellen, die ein unregelmäßiges Netz bilden; an manchen Stellen sind große blasse Kerne sichtbar. Bei *M. balanocephala* schienen mir in den Lückenräumen blasse Zellen von etwa 7.1 bis 10.6 μ Zellen- und 3.55 bis 5.68 μ Kerndurchmesser gelegen zu sein.

Die Mundöffnung liegt bei *M. lineata* am Beginn des letzten, bei *M. balanocephala* und *M. fuhrmanni* in der Mitte des zweiten Körperdrittels, am Ende der Pharyngealtasche. Die im allgemeinen der Größe des Pharynx entsprechende Pharyngealtasche ist von flachen cilienlosen, kernhaltigen Zellen, deren Grenzen schwierig zu erkennen sind, ausgekleidet. Eine Muskelschicht, welche die Fortsetzung des Hautmuskelschlauches darstellen würde, konnte ich nicht erkennen. — Eine Ausnahme hiervon macht die vorderste Partie der Tasche, in welcher wir, ganz ähnlich wie bei den Tricladen, ein eingesenktes Epithel vorfinden, und in welche auch die Pharynxmuskulatur eine Fortsetzung findet.

Der Pharynx selbst ist ein typischer Pharynx plicatus, dessen Länge bei *M. lineata* etwa 304 μ, bei *M. balanocephala* 182—200 μ und bei *M. fuhrmanni* 113 μ betrug. Das der Außenfläche des Pharynx zugehörige Epithel ist wie bei den Tricladen ein typisches eingesenktes. Direkt an die Epithelialplatten schließen sich die Muskelschichten an, und zwar sind, von außen nach innen gerechnet, folgende Schichten vorhanden. Bei *M. lineata* und *M. fuhrmanni* schließt sich an die Epithelschicht zunächst eine Lage von Längsmuskeln an, auf diese folgt dann eine Schicht Ringmuskeln. Anders dagegen liegen die Dinge bei *M. balanocephala* insofern, als hier, augenscheinlich direkt unterhalb der Epithelialplatten, eine Ringmuskelschicht gelegen ist, an die sich die beiden andern anschließen. Ich muß allerdings hervorheben, daß die erwähnte Ringmuskelschicht nicht immer deutlich zu erkennen ist, und daß ich eine Zeitlang im Zweifel war, ob es sich wirklich um Muskeln handelt. Die Farbe und Form der Durchschnitte stimmt jedoch so auffällig mit Muskeldurchschnitten überein, daß sie kaum anders zu deuten sind. Von den inneren Muskelschichten schließt sich, im Gegensatz zu GRAFFs Angaben, die schwächer entwickelte Längsfaserschicht an das Epithel an, welches das Pharynxlumen auskleidet und gleich dem äußeren ebenfalls eingesenkt ist (8. S. 87). Außer

den genannten muskulösen Elementen finden sich in nicht ganz regelmäßigen Abständen wenig zahlreiche Radiärmuskeln. Die zwischen den erwähnten inneren und äußeren Muskeln befindliche Gewebszone enthält zahlreiche Drüsen und Drüsenausführungsgänge. Diese Drüsenmassen setzen sich aus eosinophilen Speicheldrüsen und aus cyanophilen Schleimdrüsen zusammen; die Ausführungsgänge der eosinophilen Drüsen treten den cyanophilen gegenüber zurück und liegen im allgemeinen mehr peripher. Die Drüsen münden am freien Rand des Pharynx, der sog. Pharynxlippe aus, nur die Speicheldrüsen greifen etwas auf die Innenfläche über. Die Hauptmasse der Drüsen bildet vor dem Pharynx einen ansehnlichen, kranzförmig angeordneten Komplex, besonders dicht gehäuft treten sie auf der Ventralseite auf. Die Befunde bei den einzelnen Formen zeigen fast gar keine Verschiedenheiten. Nur bei *M. balanocephala* ist eine Stelle des inneren Epithels, zunächst dem Pharynxmund, modifiziert, und zwar derart, daß das Epithel hier von großen kolbigen, ja sogar birnförmigen Zellen gebildet wird. Ungefähr an der Grenze des dritten und letzten Pharynxviertels findet sich bei allen Arten ein ansehnlicher Nervenring beiläufig in der Mitte der Wandung. Die Verbindung mit den Hauptnerven war nicht mit Sicherheit festzustellen. Bei *M. balanocephala* schien es mir, als ob an der Pharynxbasis jederseits ein Nerv in die Wand des Pharynx eintrete, der sich alsbald in zwei Äste teilte, so daß vier Nerven den Pharynx, bis zum Ring, durchziehen würden. Doch konnte auch hier eine sichere Verbindung mit den Längsnerven nicht festgestellt werden.

Der Darm erfüllt den größten Teil des Körpers der Tiere (Taf. VI, Fig. 16 u. 19). Er reicht vorn fast bis an das Gehirn, hinten etwas über den weiblichen Copulationsapparat hinweg. Die Gestalt ist im allgemeinen sackförmig; doch machen sich größere und kleinere unregelmäßige Ausbuchtungen bemerkbar, welche bei *M. balanocephala* besonders markant hervortreten und stellenweise deutliche kleine Divertikel darstellen. Das Darmepithel ist einschichtig und setzt sich mit Ausnahme von *M. fuhrmanni* aus assimilierenden Zellen und Körnerdrüsen zusammen, von denen jedoch die letzteren in nur spärlicher Anzahl vorhanden sind. Die Form der assimilierenden Zellen ist im allgemeinen eine kolbenförmige, nur bei *M. fuhrmanni* eine mehr cylindrische, doch lassen sich gerade bei dieser Form die Grenzen der Epithelzellen, deren Höhe übrigens mannigfachen Schwankungen unterliegt, schwierig voneinander abgrenzen. Ihr mehr oder weniger stark vacuolisiertes Plasma ist erfüllt von kleineren und größeren Körnchen und Kügelchen, welche sich zum Teil mit Eosin, zum Teil mit Häma-

toxylin tingieren. Die kleinen, wenig färbbaren Kerne zeigen stets eine basale Lage und sind in ein dichteres, körnerfreies, mit Hämatoxylin ziemlich stark färbbares Plasma eingebettet. Eine eigne Darmmuscularis konnte ich nicht erkennen.

Vom Excretionssystem konnte ich auf den Schnittpräparaten fast gar nichts erkennen. Nur bei *M. balanocephala* bemerkte ich dicht vor dem Gehirn, und zwar in der Umgebung der Statocyste, Gebilde, welche den Eindruck von Excretionscapillaren, wie wir sie bei den Cestoden vorfinden, machten. An dem einen Ende zeigten sie eine trichterartige Erweiterung, vor welcher in manchen Fällen eine zugehörige besondere Zelle zu liegen schien. Ich wage nicht mit voller Sicherheit zu behaupten, daß es sich hier wirklich um Excretionscapillaren handelt, doch war eine gewisse Ähnlichkeit mit den Bildern, welche FRANCOTTE in den Fig. 1–6 von dem »Entonoir vibratil« gibt, nicht zu verkennen (7). Ich möchte fernerhin darauf hinweisen, daß bei derselben Form vor dem Gehirn größere Kanaldurchschnitte vorhanden waren, die sich wohl auf Excretionskanäle beziehen ließen.

Das Nervensystem der Monocelididen ist bisher keiner genaueren Berücksichtigung gewürdigt worden, so daß in der Literatur nicht viel Nennenswertes darüber berichtet wird. GRAFF schließt in seiner Monographie der Rhabdocölen die Verhältnisse bei den Monocelididae denen der Macrostomiden an. Er sagt: »Das Gehirn erscheint hier als eine einfache Bogencommissur der beiden Längsstämme, deren Zweiteilung nur durch jederseitige Auflage eines kleinen Polsters von Ganglienzellen bewerkstelligt wird. Die Hauptmasse dieser beiden »Gehirn«-Hälften aber besteht aus der in ganzer Breite in dieselben eintretenden Fasersubstanz der beiden Längsstämme, die auch ganz allein die Commissur zusammensetzt« (S. S. 109). Das Gehirn von *M. lineata* liegt beiläufig im ersten Sechstel des Körpers. An seiner breitesten Stelle mißt es 79,8, an der höchsten 38 μ; die Länge beträgt 78,1 μ. Es ist stets breiter als lang und hat die Form einer Ellipse, die jedoch durch die abgehenden Nerven stark beeinflußt und verzogen wird. Es besteht aus einer centralen Fasermasse und einer peripheren Schicht von Ganglienzellen, deren Dicke jedoch nicht an allen Stellen die gleiche ist; verhältnismäßig bedeutend ist sie nur an der vorderen und hinteren Begrenzungsfläche des Gehirns, während sie an den lateralen Flächen gewöhnlich nur dünn ist.

Die Ganglienzellen selbst sind birn- oder auch spindelförmig, und die großen, wenig stark färbbaren Kerne erfüllen die Zelle bis auf eine schmale Randpartie fast vollständig. Wenn auch an den

meisten Präparaten das Gehirn den Eindruck eines einheitlichen Gebildes macht, wie von GRAFF besonders für *M. lineata* hervorgehoben wird (8, S. 113), so wird derselbe doch durch die an der vorderen und hinteren Fläche auftretenden Einbuchtungen sowie leichte Einsenkungen in der Medianebene auf der dorsalen und ventralen Fläche modifiziert, und es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, daß die ursprüngliche Anlage, wie bei andern rhabdocölen Turbellarien, so den Mesostomiden nach BRESLAUS Untersuchungen (4), eine paarige ist, und daß die oben angeführten Einschnitte und Einbuchtungen in den medianen Partien auf eine Verschmelzung von zwei Ganglienanlagen hindeuten. In diesem Sinne spricht sich auch schon S. PEREYASLAWZEWA (19, S. 300) aus. Eine schärfere Abgrenzung gegen das umgebende Gewebe, in Form einer bindegewebigen Tunica, ist nicht vorhanden. Bei *M. balanocephala* liegt das Gehirn dicht hinter der Halsfurche und hat ebenfalls ungefähr die Form eines Ellipsoids, dessen Breite 68,4, dessen Höhe 38 und dessen Länge 71 μ messen. Die meist birnförmigen Ganglienzellen bilden wie gewöhnlich einen Mantel um die Fasermasse; ein kleiner Teil der Zellen zeigt eine unregelmäßigere Gestalt, und an der hinteren Partie des Gehirns machen sich einige große Ganglienzellen mit blassen Kernen und relativ großen Kernkörperchen bemerkbar. Sehr scharf treten bei dieser Form eigentümliche Zellen auf, die wohl nur als Gliazellen gedeutet werden können. Es sind verästelte Zellen, deren Ausläufer in die Fasersubstanz eindringen und diese in Territorien zerlegen. Sie liegen teils zwischen den Ganglienzellen und der Fasermasse, teils zwischen den Ganglienzellen selbst, wodurch auch diese in Gruppen zerlegt werden. Außerhalb der Ganglienzellenschicht sind bei dieser Art Andeutungen einer bindegewebigen Hülle vorhanden, die wie eine Kapsel das Gehirn umschließt; ein ähnliches Verhalten konstatierte auch GRAFF für *M. bipunctata* (8, S. 113). *M. fuhrmanni* schließt sich in der Form des Gehirns, Verteilung der Ganglienzellen an *M. lineata* an. Der Durchmesser des Gehirns beträgt 56,8, die Höhe 49,7 und die Länge 63,9 μ.

Die Zahl der bis jetzt beschriebenen Gehirnnerven ist nur eine geringe; so erwähnt GRAFF nur die caudad verlaufenden Längsnerven (8, S. 110) und FRANCOTTE überdies, für *M. latus*, zwei nach vorn zur Körperspitze reichende (7, S. 6). Am eingehendsten habe ich hinsichtlich der Nerven *M. lineata* untersucht und abgesehen von den großen Längsnervenstämmen die Existenz von neun Paaren festgestellt, von denen sechs Paare von der vorderen Fläche, je ein Paar von der dorsalen, lateralen und ventralen Fläche entspringen. Fig. 12,

Taf. VI gibt uns annähernd ein Bild von dem Ursprung und dem Verlauf der Nerven n_1—n_6, von denen die Nerven n_1 und n_2 gerade nach vorn zur Körperspitze ziehen, während die übrigen ein wenig seitlich abbiegen, aber immerhin als Innervationsgebiet die vorderste Körperspitze haben, die dadurch augenscheinlich zu einem exquisiten Sinnesorgan gestempelt wird. Besonderer Erwähnung bedürfen nur die Nerven n_1 und n_2. Diese entspringen mit relativ starker Wurzel dicht neben der Medianebene des Gehirns in nächster Nähe der Statocyste. Jeder derselben spaltet sich in zwei Äste, von denen der mehr medial gelegene in gerader Richtung nach vorn, der äußere dagegen ein wenig lateral verläuft. Die inneren Äste der Nerven n_1 pinseln sich in kurzer Entfernung vom Epithel ein wenig auf und formen einen Faserkegel, dessen Elemente sich bis fast an die Epithelialplatten verfolgen lassen. Das Feld, auf dem sie enden, ist von der Umgebung durch die Ausmündungsstellen der früher erwähnten Drüsenausführungsgänge (Textfig. 1) scharf abgegrenzt, während der äußere Ast außerhalb des von den Drüsen umgrenzten Feldes seine Endigung findet und nicht bis an die Epithelialplatten verfolgt werden konnte. Der innere Ast des Nerven n_2 verliert sich, wie mir scheint, im mesenchymatösen Gewebe und dringt nicht bis an das Epithel heran, der äußere dagegen wendet sich lateral und unterliegt alsbald einer Teilung in zwei Äste, von denen der eine nach hinten biegt und, wie es scheint, in Verbindung mit den Längsnerven tritt. Ich muß allerdings gestehen, daß ich diesen Faserzug nicht in ganzer Ausdehnung verfolgen konnte; die nicht beobachtete Partie ist in Fig. 12 punktiert.

Die oben erwähnten Nerven n_7, n_8, n_9 entspringen außerordentlich dicht nebeneinander, so daß sie in günstigen Präparaten in einen Schnitt zu liegen kommen. Von ihnen strebt n_7 (Taf. VI, Fig. 12 n_7), den wir auch als den lateralen Nerven bezeichnen können, zunächst der Seitenfläche des Tieres zu, biegt dann etwas vor dem Hautmuskelschlauch nach rückwärts und ließ sich insonderheit auf Sagittalschnitten bis in die Gegend der weiblichen Geschlechtsöffnung verfolgen, wo er sich mit dem entsprechenden großen Längsnerven vereinigt. Von den beiden Nerven n_8 und n_9 (Taf. VI, Fig. 12) steigt der erstere steil gegen die Rückenfläche empor, während der letztere sich direkt der Ventralseite zuwendet. Es erscheint mir nicht unmöglich, daß beide gleich dem lateralen Nerven ebenfalls caudad verlaufen, doch habe ich mich hiervon nicht mit genügender Sicherheit überzeugen können. Die 12,11 μ dicken Längsnerven (Taf. VI, Fig. 12 ln), welche eine direkte Fortsetzung des Gehirns darstellen und ventrolateral verlaufen, gehen hinter der weiblichen

Geschlechtsöffnung bogenförmig ineinander über. Außer dieser starken Bogencommissur am Hinterende, finden sich, wie schon GRAFF vermutet (8, S. 112), noch zahlreiche schwächere Commissuren zwischen den Längsnerven. Dieselben sind nicht durch gleiche Abstände voneinander getrennt, sondern liegen in den hinteren Körperpartien dichter als in den vorderen; in diesen beträgt der gegenseitige Abstand etwa 75, in jenen etwa 15 μ. An allen jenen Stellen, an welchen die Längsnerven durch Commissuren verbunden sind, zweigen von ihnen zwei Nerven ab, und zwar begibt sich der eine gegen die Ventralseite, der andre zur Dorsalseite. Diese Nerven sind am Hinterende am deutlichsten und werden nach vorn zu immer zarter; es erscheint mir nun nicht ausgeschlossen, daß die dorsalen Nerven eigentlich Commissuren darstellen, welche in weitem Bogen die Längsnerven miteinander verbinden. Von der bogenförmigen Vereinigung der beiden Längsnerven entspringen einige kleinere Nerven; wahrscheinlich sind deren vier vorhanden, doch bin ich nicht ganz sicher, ob nicht die Zahl eine etwas größere ist, da sie bei ihrer Zartheit leicht übersehen werden können.

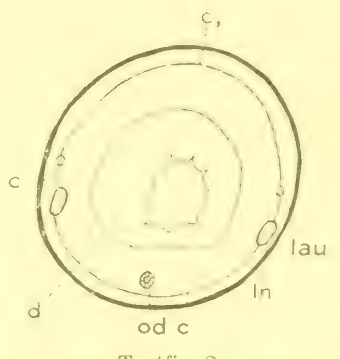
Bei *M. balanocephala* sah ich von der vorderen Gehirnfläche nur drei Nervenpaare ausgehen, welche nach ihrem Verlauf den Nerven n_1, n_2 und n_3 von *M. lineata* entsprechen dürften. Weiterhin sind die Nerven n_7, n_8 und n_9 vorhanden, doch sind n_8 und n_9 außerordentlich zart. Die lateralen Nerven n_7 stimmen in ihrem Verhalten vollständig mit denen von *M. lineata* überein, und dasselbe gilt bezüglich der Längsnerven; diese gehen demnach hinter der weiblichen Geschlechtsöffnung in einem Bogen ineinander über, nachdem sie sich vorher mit den korrespondierenden Lateralnerven vereinigt haben.

M. fuhrmanni zeigt eine weitgehende Übereinstimmung mit *M. balanocephala*, insofern von der vorderen Gehirnfläche ebenfalls drei Nervenpaare ausgehen, die auf die Nerven n_1, n_3 und n_4 von *M. lineata* zu beziehen sind. Von den Nerven n_7, n_8 und n_9 sind die lateralen Nerven (n_7) von besonderem Interesse. Es zeigt sich nämlich hier, daß nicht nur die Längsnerven durch ziemlich regelmäßig angeordnete Commissuren miteinander verbunden werden, sondern daß an den entsprechenden Stellen auch Faserzüge zu den lateralen Nerven verlaufen (Fig. 6, Taf. VI), die ihrerseits durch eine bogenförmige dorsale Commissur verbunden sind. Wie beistehende Textfig. 2 zeigt, finden wir hier infolgedessen in gewissen Distanzen förmliche Nervenringe. Überdies sei darauf aufmerksam gemacht, daß bei dieser Form die beiden Längsnerven durch eine sehr starke Commissur, welche zwischen der männlichen und weiblichen Geschlechtsöffnung gelegen ist, verknüpft werden,

einer Commissur, die, wenigstens in dieser auffälligen Dicke, den beiden übrigen Formen zu fehlen scheint. Hinter der weiblichen Geschlechtsöffnung gehen die beiden Längsstämme in der gewöhnlichen Weise ineinander über.

Von Sinnesorganen fand ich bei den Monocelididen lichtpercipierende Organe und Statocysten (Otocysten).

Für die Monocelididae sind bis jetzt als lichtempfindliche Organe nur verschieden geformte Pigmentflecken beschrieben worden, von denen GRAFF einige Abbildungen gibt (8, Taf. XX, Fig. 15 u. 18). Die Pigmentflecken von *M. lineata* haben »die Form quer ausgezogener, der Vorderwand des Gehirns anliegender Streifen, die namentlich seitlich und vorn sehr verschieden geformte, meist kurze Äste auszusenden pflegen« (8, S. 114) (Taf. VI, Fig. 3, 4, 5). *M. balanocephala* zeigt keinerlei Pigment, das sich als Sehorgan deuten ließe. Bei *M. fuhrmanni* tritt das rotbraune körnige Pigment in Form zweier gesonderter Flecken auf, welche beiderseitig der Statocyste dicht anliegen. Das Pigment erscheint hier ähnlich angeordnet, wie es GRAFF für *M. bipunctata* zeichnet (8, Taf. XX, Fig. 15). Mit Rücksicht auf die Befunde an andern Alloeocölen war es zu erwarten,



Textfig. 2.

Monocelis fuhrmanni. Querschnitt durch den Körper hinter dem Pharynx. Schema der Commissurenanordnung. *ln*, Längsnerv; *lau*, Lateralnerv; *c*, Commissur; *od*, Oviduct; *d*, Darm.

daß auch bei den Monocelididen nicht nur Pigment-, sondern mit Sehzellen bzw. Retinakolben versehene Augen vorhanden sein würden, und tatsächlich kann ich wenigstens für *M. lineata* und *M. fuhrmanni* diesen Nachweis erbringen. Bei *M. fuhrmanni* wird von jedem Pigmentfleck eine Sehzelle umschlossen, und in derselben Lage ist bei *M. lineata* jederseits von der Medianlinie, dicht neben der Statocyste eine solche Zelle in die Pigmentmasse eingelagert, die bei beiden Formen, gleich wie bei den meisten Turbellarien (vgl. BÖHMIG, HESSE, LUTHER, GRAFF), mit einem brausenförmigen Retinakolben versehen ist. Dieser besitzt an der dem Pigment zugekehrten Fläche (Taf. VI, Fig. 18) eine an einigen Stellen deutlich sichtbare Stiftchenkappe, die sich auch schon bei schwächerer Vergrößerung durch ihre stärkere Tinktionsfähigkeit von den andern Partien des Kolbens unterscheidet. An einer Stelle der von der Stiftchenkappe abgewendeten Seite ist der Retinakolben

in einen kleinen Fortsatz ausgezogen, an den sich wahrscheinlich der kernführende Teil der Sehzelle schließt; dies mit Bestimmtheit festzustellen, gelang mir nicht, obwohl ich auf dem nächsten Schnitt eine birnförmige Zelle mit großem Kern und auffallendem Fortsatz fand, deren Lage sehr dafür sprach, daß es sich hier um die Sehzelle handelte. Auf die Schwierigkeit dieses Nachweises haben auch schon LUTHER (16, S. 80) und HOFSTEN (11, S. 580) hingewiesen.

Bei *M. balanocephala* fand ich keine Retinakolben; ich muß es dahingestellt sein lassen, ob dieselben tatsächlich fehlen oder mir nur, ihrer geringen Größe wegen, entgangen sind. MICHAELSEN zeichnet in der von BÖHMIG (1, Taf. II) reproduzierten Skizze keinen Pigmentfleck, dessen Existenz ihm doch sicher nicht entgangen wäre, und ich halte es daher für wohl möglich, daß es sich hier um eine blinde Form handelt.

Die in einer leichten nischenförmigen Einbuchtung, knapp an der vorderen Gehirnfläche in der Medianebene gelegene Statocyste wird besonders bei *M. lineata* von den mächtigen Wurzeln des Nerven n_1 umfaßt (Taf. VI, Fig. 12). Ihre Gestalt ist die eines Rotationsellipsoids mit dem größeren Durchmesser von 26,6 μ bei *M. lineata*, etwa 27,63 μ bei *M. balanocephala* und 18,46 μ bei *M. fuhrmanni*.

Die im allgemeinen platten Zellen der Statocystenwand sind an gewissen Stellen ziemlich stark nach innen vorgebaucht, und zwar tritt in dieser Hinsicht jene Stelle am schärfsten hervor, welche der Wandung des Gehirns angelagert ist. Ich möchte weiterhin gleich hier darauf hinweisen, daß die Kerne dieser Zellen sich von den übrigen durch ein intensiveres Tinktionsvermögen auszeichnen und zum Teil auch größer sind als die sonst in der in der Blasenwand vorhandenen, sie sind es vielleicht, welche die Kerne der Sinneszellen darstellen (Taf. VI, Fig. 9 u. 10 *szn*). Auf den Schnittpräparaten lassen sich vom Statolithen mit Ausnahme von *M. balanocephala* nur die etwas verschieden geformten, mehr oder minder zarten organischen Reste erkennen, die in manchen Fällen eine hellere innere und dichtere äußere Partie aufweisen. Am resistentesten gegen Konservierungsflüssigkeiten scheint diese Substanz bei *M. fuhrmanni* zu sein, da sie hier stets ein scharf umrissenes stäbchenförmiges Gebilde darstellte (Taf. VI, Fig. 10 *str*). Nach mündlichen Mitteilungen BÖHMIGS zeigen die sog. Nebensteinchen schon am lebenden Tier ein erheblich andres Lichtbrechungsvermögen als der Statolith, so daß man schon auf eine wesentliche Verschiedenheit der Substanz schließen konnte und mit Rücksicht auf die Übereinstimmung, die sich in dieser Hinsicht mit den Kernen der Blasenwand

ergab, auf die Vermutung kommen konnte, daß es sich um Kern-artige Gebilde handeln dürfte. Diese Annahme wurde durch meine Untersuchungen des konservierten Materials vollauf bestätigt, wie denn auch Hofsten (11, S. 578) derselben Meinung ist. Es dünkt mich wahrscheinlich, daß diese Kerne, welche eine Zerklüftung in zwei oder drei Stücke, die übrigens am lebenden Tiere schon erkennbar ist, aufweisen, die Kerne der ursprünglichen Bildungszellen der Statholithen sind. Die plasmatische Substanz erscheint auf eine geringe Menge reduziert, läßt sich aber immerhin noch deutlich erkennen (Taf. VI, Fig. 8, 9, 10). Die Lage dieser Gebilde ist im Gegensatz zu den Angaben Graffs nicht immer dieselbe; sie finden sich vielmehr (auch am lebenden Objekt für *M. lineata* von Böhmig beobachtet) bald an der vorderen, bald an der hinteren Fläche des Statolithen. Es erscheint mir das deshalb von besonderem Interesse, weil es möglicherweise auf eine Lageveränderung, eine Drehung des Statolithen hindeuten könnte. Jensen hat schon darauf aufmerksam gemacht, daß bei *Automolos hamatus* der Statolith durch nach vorn konvergierende Aufhängefäden in seiner Lage erhalten wird, und ähnliches wird auch von Hofsten angegeben, er schreibt: »Soviel scheint mir jedoch klar, daß die oben beschriebene, in der Blase kuppelförmig herabhängende Membran einen Fixierungsapparat darstellt, und daß der Otolith entweder in dem kleinen Hohlraum (Fig. 7 u. 8) eingeschlossen oder an der konvexen Fläche der Membran aufgehängt ist. Das erstere ist vielleicht wahrscheinlicher, wenn auch allgemein behauptet wird, daß der Otolith central in der Blase schwebt« (11, S. 578). Ich habe sowohl bei *M. fuhrmanni* als auch bei *M. lineata* einen derartigen Aufhängeapparat beobachten können (Taf. VI, Fig. 9 u. 10 *aub*), der bei der letztgenannten Form auch im lebenden Zustand erkennbar ist, wie aus Fig. 10 hervorgeht. Im Gegensatz zu Jensen (13) finde ich, daß die seitlichen Partien des Aufhängeapparates etwas der hinteren Fläche der Blase zustreben, während sie bei dem lebenden Objekt (*M. lineata*) mehr lateral gerichtet sind, wie Fig. 11 zeigt. Über die Beziehungen der Statocystenzellen zum Nervensystem kann ich keine Mitteilungen machen; ich möchte nur hervorheben, daß ich auch an denjenigen Zellen, welche ich für Sinneszellen halte, Stiftchen oder Borsten niemals bemerkt habe mit Ausnahme eines einzigen Falles, der sich auf *M. lineata* bezieht (Fig. 8 *stfk*). Hier lassen sich einige blasse stiftchenförmige Körperchen an der hinteren Wand der Statocystenblase wahrnehmen, die vielleicht als Endorgane aufzufassen wären.

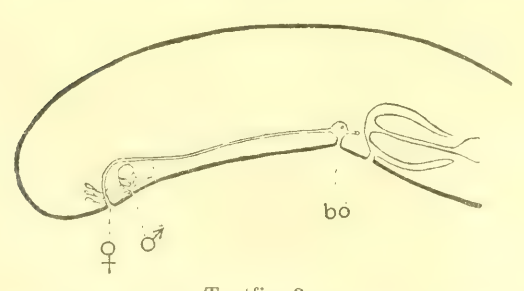
Es sind, wie bekannt, bei den Monocelididen stets zwei

Keimstöcke, folliculäre Hoden und folliculäre Dotterstöcke vorhanden. Die männlichen Gonaden stehen durch einen Porus, die weiblichen durch zwei Poren mit der Außenwelt in Verbindung, von denen, wie in der Einleitung schon hervorgehoben wurde, der erstere immer zwischen den beiden letzteren gelegen ist. Die vorderste der beiden Öffnungen will ich als Bursaöffnung, die hinterste kurzweg als weibliche Geschlechtsöffnung bezeichnen.

Die Hoden, welche dicht hinter dem Gehirn beginnen, erstrecken sich bis zu den Keimstöcken und gehören nur der Ventralseite an. Ihre Zahl ist bei den verschiedenen Formen nicht gleich; bei *M. lineata* und *M. balanocephala* sind zwischen 500 und 600 vorhanden, während bei *M. fuhrmanni* ihre Zahl bedeutend geringer ist; entsprechend der Kleinheit der Tiere finden sich hier nur deren 30—40.

Die Spermien bilden in den Hoden dichte Bündel und lassen einen fädigen, mit Hämatoxylin intensiv tingierbaren Kopfteil und einen mit Eosin färbbaren Schwanzteil erkennen. Nach Untersuchungen, die von Böhmig am lebenden Tier angestellt wurden, zeigt das 51,2 μ lange, am Vorderende zugespitzte Spermium eine leichte spiralige Drehung und trägt am Hinterende zwei 76,8 μ lange Geißeln. Das Spermium wird, mit Ausnahme des hintersten, den Geißeln zugewandten Stückes, welches eine Länge von 10,65 μ besitzt, von einem Centralfaden durchzogen.

Die männliche Geschlechtsöffnung liegt bei *M. lineata* und *M. balanocephala* im letzten Körperdrittel, bei *M. fuhrmanni* gehört sie derselben Region an, ist aber dem hinteren Körperende erheblich mehr genähert, wie es in nebenstehender Textfig. 3 ohne weiteres ersichtlich ist. Ihre Entfernung vom Hinterende beträgt nur 106,4 μ.



Textfig. 3.
Monocelis fuhrmanni. Schematischer Längsschnitt durch das Hinterende.

Sie führt in das Antrum masculinum, welches sich besonders bei *M. balanocephala* durch eine außerordentlich geringe Größe auszeichnet.

Bei *M. lineata* besitzt der sehr steil gestellte und nur wenig gegen die Längsachse des Tieres geneigte Penis, wie aus Taf. VI, Fig. 16 und 19 hervorgeht, eine birnförmige Gestalt. Seine Länge, d. h. die Entfernung

von der Penisspitze bis zu dem höchsten Punkt der dorsalen Fläche beträgt etwa 75.25, die Breite etwa 58.22 μ. Das Antrum masculinum sowie der in dieses ragende Teil des Penis wird überkleidet von einer dünnen, kernlosen, der Cilien entbehrenden Membran, welche den Eindruck macht, als ob sie aus verschmolzenen Epithelialplatten hervorgegangen wäre; doch habe ich kernhaltige Partien, die man in Beziehung zu dieser Membran bringen könnte, nicht nachweisen können. Es wäre also immerhin auch möglich, daß es sich um ein metamorphosiertes Epithel handelt. An der Penisspitze schlägt sich diese Schicht nach innen um und kleidet den engen Ductus ejaculatorius aus. Ein deutliches, wenn auch plattes, kernführendes Epithel habe ich einzig und allein als Auskleidung der ansehnlichen Samenblase, die im Penis enthalten ist, gefunden. Nach außen bemerken wir zwei Muskelschichten, welche sich unter rechtem Winkel kreuzen, und von denen wir die äußere Schicht (Taf. VI, Fig. 17) mit Rücksicht auf die früher angegebene Orientierung des Organs, als Längsmuskeln (Fig. 17 *lm*), die innere, stärkere als Ringmuskeln bezeichnen können (Fig. 17 *rm*). Die letztere nimmt in distaler Richtung an Mächtigkeit ganz erheblich ab und ist im Bereich der Penisspitze von außerordentlich geringer Stärke und schwierig nachweisbar (Fig. 17). Die Längsmuskeln hingegen setzen sich überhaupt nicht auf jenen Teil des Penis, der frei in das Atrum ragt, fort, sondern biegen an der Penisbasis ab und streben direkt der ventralen Wandung des Körpers zu (Taf. VI, Fig. 17); wir können diese Muskeln daher als Protractoren des Penis auffassen. In der Umgebung des Copulationsorgans finden wir überaus zahlreiche eosinophile Drüsen, deren Ausführungsgänge zum Teil in den Ductus ejaculatorius münden; sie sind aber auf diesen nicht allein beschränkt, ein Teil öffnet sich auch dicht unterhalb der Einmündungsstelle der Vasa deferentia in die Vesicula seminalis. Ich möchte darauf hinweisen, daß die Vesicula seminalis und der Ductus ejaculatorius sich gar nicht scharf voneinander absetzen, und daß weiterhin in manchen Fällen der Ductus ejaculatorius einen ziemlich gleichmäßig weiten Kanal darstellt (Taf. VI, Fig. 17 u. 19), während er sich in andern von der Penisspitze gegen die Vesicula seminalis hin allmählich erweitert und ohne scharfe Grenze in diese übergeht. In Taf. VI, Fig. 17 ist z. B. eine ziemlich scharfe Grenze zwischen Samenblase und Ausspritzungskanal vorhanden, in andern Präparaten war dagegen keine Andeutung von einer solchen zu bemerken.

Die Vasa deferentia, die infolge der außerordentlichen Zartheit ihrer Wandung sehr schwierig zu verfolgen und nur dann gut zu erkennen

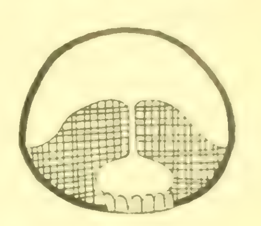
sind. wenn sich Sperma in ihnen befindet, münden von den Seiten her (Taf. VI. Fig. 17) ungefähr in halber Höhe in das Organ ein.

Der Penis von *M. fuhrmanni* schließt sich in seiner Form im wesentlichen dem eben geschilderten an, nur ist er erheblich kleiner — seine Länge beträgt nur 41,8, seine Breite 36,4 μ — und bedeutend muskelschwächer. Mit Sicherheit vermochte ich muskulöse Elemente nur in dem distalen Teile nachzuweisen, auch schienen mir nur Ringmuskeln vorhanden zu sein (Taf. VI, Fig. 13). Die Drüsen münden, soviel ich sehe, hier nicht in den Ductus ejaculatorius, sondern in das Antrum masculinum.

Über den Penis von *M. balanocephala* sagt Böhmig: »Der seiner geringen Größe wegen schwierig zu untersuchende Penis ist von annähernd kugeliger oder ellipsoider Gestalt, sein Durchmesser variiert zwischen 45 und 58 μ. Wir unterscheiden an ihm einen blasigen und einen rohrartigen, in dem ersteren gelegenen Abschnitt; das kurze muskulöse Rohr, welches keine Chitinteile zu enthalten scheint, geht direkt in den Boden der Blase über, es wird unter Umständen ausgestülpt werden können und stellt den Penis im engeren Sinne dar, während die Blase, in welche von der Seite her die Vasa deferentia einmünden, als Vesicula seminalis zu bezeichnen ist« (1, S. 8). Die Länge des hier beschriebenen Rohres schwankt zwischen 25,6 und 32 μ, während der Querdurchmesser zwischen 6,4 und 12,8 μ liegt. Die Wandung der Blase besteht aus einer Schicht von Längsmuskeln und einer kräftigen Ringmuskulatur, welche zum Teil in die Wandung des Antrums, sowie in den Hautmuskelschlauch, zum Teil in die des früher erwähnten Rohres übergeht. Das Epithel der Vesicula seminalis besteht in dem oberen Teil aus sehr platten Zellen, während diejenigen im unteren Teile (Taf. VI, Fig. 20) außerordentlich hoch und keulenförmig sind. Diese letzteren sind fernerhin drüsiger Natur, da sie von kleinen Körnchen erfüllt sind, welche man auch im Blasenlumen vorfindet, wir können sie als Kornsecretdrüsen in Anspruch nehmen; außerhalb des Penis gelegene derartige Drüsen scheinen nicht vorhanden zu sein. Die Vasa deferentia treten, wie schon erwähnt, von der Seite her in den Grund des Penis ein, ihre Eintrittsstellen werden durch Spermamassen gekennzeichnet. Sie steigen dann schräg nach oben bis in die Mitte des Penis und enden am Beginn des Penisrohres. Die weitere Verfolgung der Vasa deferentia außerhalb des Penis gelang mir nicht, was wohl auf die außerordentliche Feinheit dieser Gebilde zurückzuführen ist. Bei starker Kontraktion der Blasenmuskulatur kann, wie nebenstehende Textfig. 4 zeigt, der Penis eine vollkommene Gestaltveränderung

erfahren. Das Penisrohr ist in einem solchen Falle gar nicht mehr sichtbar, sondern erscheint in den Boden der Vesicula seminalis einbezogen, wodurch eben dieses, von den andern so ganz verschiedene Bild zustande kommt.

Die Keimstöcke liegen stets rechts und links vom Darm, knapp vor den Pharyngealdrüsen, die sich auch noch unter die Keimstöcke schieben. Die Keimstöcke schmiegen sich innig an die Dotterstöcke an und stellen bald eiförmige (*M. lineata* und *M. balanocephala*), bald nierenförmige Zellhaufen dar (*M. balanocephala*); im ersten Falle erscheinen sie mit dem breiten Ende nach hinten gerichtet[1]. Bei *M. fuhrmanni* ist eine sehr geringe Zahl hintereinander angeordneter Keimzellen vorhanden, ich konnte höchstens jederseits zwei bis drei relativ große Keime zählen, von denen die am meisten in der Entwicklung vorgeschrittenen dem Pharynx zunächst gelegen waren. Die Keimstöcke sind immer von einer Membran umhüllt, deren platte Zellen bei *M. balanocephala* allein deutlich sichtbar waren. Zwischen den Keimen finden wir ein von spindeligen Zellen gebildetes Reticulum, welches hier deutliche Septen bildet.



Textfig. 4.
Monocelis balanocephala. Penis mit stark kontrahiertem Boden.

Die Keimzellen selbst lassen keine Besonderheiten erkennen, nur bei *M. fuhrmanni* bemerkte ich in den Kernen der größten Keimzellen einen sehr ansehnlichen eosinophilen Nucleolus, in dessen Nähe Chromatinfäden in ähnlicher Anordnung lagen, wie sie z. B. Böhmig (2, Taf. XX, Fig. 9) für *Procerodes ulvae* beschrieben und abgebildet hat. Die Zahl der Fäden habe ich nicht mit Sicherheit feststellen können, und ebenso muß ich es dahingestellt sein lassen, ob sie der Länge nach gespalten waren oder nicht. Ferner sah ich im Plasma zweier Eizellen kleine dunkle Anhäufungen, die vielleicht als Kernreste aus der Umgebung aufgenommener Zellen zu deuten waren.

Die Dotterstöcke nehmen die lateralen Partien des Körpers zu beiden Seiten des Darmes ein; sie treten rostrad etwas hinter dem Beginn der Hoden auf und erstrecken sich caudad bis in die Nähe des männlichen Copulationsapparates. Sie bestehen aus einzelnen Follikeln, von denen jeder von einer Tunica propria umhüllt ist; nur bei *M. fuhrmanni* gelang

[1] Die Größenverhältnisse sind folgende. *M. lineata* Breite etwa 50—60 μ, Höhe etwa 30—40 μ, Länge etwa 40—60 μ. *M. balanocephala* Breite etwa 100 bis 210 μ, Höhe etwa 70—80 μ, Länge etwa 90—95 μ.

es mir nicht, diese Tunica nachzuweisen. Überhaupt zeigt hier das ganze Organ ein etwas andres, mehr einheitliches Aussehen, da die Follikel sehr eng aneinander gepreßt sind und sich schwer voneinander abgrenzen lassen.

Die Oviducte beginnen in gleicher Höhe wie die Dotterstöcke und verlaufen zunächst an der innern Seite der Längsnerven; hinter der Pharyngealtasche biegen sie gegen die Medianebene und vereinigen sich zu einem unpaaren Gang, welcher auf der Ventralseite des Körpers verläuft und über das männliche Copulationsorgan hinweg zum Antrum femininum zieht (Taf. VI, Fig. 16 u. 19 und Textfig. 3). Eine auffallend starke Biegung macht hierbei der Oviduct von *M. fusca*. Da bei dieser Form der Penis sehr ansehnlich ist, wird der Oviduct gezwungen, zunächst eine scharfe Biegung nach oben zu machen, wie aus Taf. VI, Fig. 16 ersichtlich ist, um sich dann allmählich der Ventralseite wieder zuzuwenden. In ihren vorderen Partien zeigen die Oviducte einen nicht unerheblich kleineren Durchmesser als in dem hinteren unpaaren Abschnitt; so beträgt beispielsweise für *M. lineata* der Durchmesser in der Höhe des Penis 11,68 μ, im paarigen Teile 7,3 μ, bei *M. balanocephala* 24,8 im unpaaren Teil und 8,76 μ im paarigen. *M. fuhrmanni* zeigt 6,57 und 5,84 μ.

Die Wandung des Oviducts besteht bei *M. lineata* und *fuhrmanni* aus einem ziemlich hohen, nicht eingesenkten Epithel mit deutlichen Kernen und einer Muscularis, welche sich bei *M. lineata* aus einer dickeren Ring- und schwächeren Längsfaserschicht zusammensetzt, während ich bei *M. fuhrmanni* nur eine zarte Längsmuskelschicht erkennen konnte. *M. balanocephala* zeigt insofern andre Verhältnisse, als das Epithel aus eingesenkten Zellen besteht. Die Muskulatur verhält sich wie bei *M. lineata*. Cilien habe ich sicher nur bei *M. balanocephala* nachweisen können. Besondere Erwähnung verdienen bei *M. balanocephala* große birnförmige Zellen, welche vornehmlich, aber nicht ausschließlich, der Dorsalseite des unpaaren Oviducts ansitzen. Sie fallen durch ihre relativ ganz kolossale Größe auf (Taf. VI, Fig. 25); ihre Höhe beträgt 32, die Breite 19,2 μ. Die ansehnlichen Kerne besitzen einen Durchmesser von 7,68, das Kernkörperchen von 2,56 μ. Das Plasma der Zellen färbt sich mit Ausnahme des proximalen Teiles, in dem der Kern gelegen ist, nur sehr schwach mittels Hämatoxylin-Eosin und enthält große, scharf abgegrenzte Vacuolen, die von stark blau gefärbten, zuweilen fädigen Massen erfüllt sind. Diese Zellen scheinen ihrer außerordentlichen Ähnlichkeit wegen, die sie mit den Epithelzellen besitzen, eben solche zu Drüsen umgewandelte Zellen zu

sein, da die in den Vacuolen vorhandenen Massen nur als Secret zu deuten sind. Ich möchte übrigens hervorheben, daß ähnliche Zellen auch an den Oviducten vor ihrer Vereinigung zum unpaaren Eileiter zu beobachten sind, nur erreichen sie hier nicht jene exquisite Größe, verhalten sich aber färberisch ganz gleich (Taf. VI, Fig. 24). Das Lumen der Oviducte ist an manchen Stellen außerordentlich eng, kaum sichtbar, an andern Stellen sehr ansehnlich (Taf. VI, Fig. 24) und erscheint zuweilen von Spermamassen erfüllt.

Als Antrum femininum möchte ich den Endabschnitt des Oviducts, in welchen eosinophile Drüsen von allen Seiten her einmünden, bezeichnen. Eine deutliche Abgrenzung dieses Antrums ist im übrigen nicht zu erkennen, und nur bei *M. balanocephala* mündet in diesen drüsenführenden Teil von hinten her ein kleines, sackförmiges Divertikelchen ein, welches eine Länge von 14 und eine Breite von 8,96 μ besitzt. Es ist von einem mit langen nach hinten gerichteten Cilien versehenen Epithel ausgestattet, seine Muskulatur zeigt dieselben Verhältnisse wie die des Oviducts.

Bei allen untersuchten Formen finden wir zwischen dem Pharynx und dem männlichen Copulationsapparat im unpaaren Oviduct eine mehr oder weniger modifizierte Partie, die entweder durch einen oder durch zwei (*M. balanocephala*) Poren mit der Außenwelt in Verbindung steht. Da dieser Teil stets Sperma enthält (Taf. VI, Fig. 15, 16, 19, 23), werden wir ihn als Bursa seminalis bezeichnen müssen, wie dies für *M. lineata*, *M. fusca* und *M. bipunctata* bereits von Graff geschehen ist, der allerdings die Ausmündungsstelle des weiblichen Apparates überhaupt an diese Stelle verlegte. Da die Bursa seminalis bei den einzelnen Species nicht unbedeutende Verschiedenheiten aufweist, so erscheint eine getrennte Besprechung nach den Arten vorteilhaft.

Bei *M. lineata* trifft man beiläufig in der Mitte zwischen dem Mund und der männlichen Geschlechtsöffnung auf die schon von Graff beschriebene Bursa seminalis, die folgenden Bau zeigt. Vom Oviduct führt ein aus eingesenktem Epithel und ziemlich starken Ringmuskeln gebildeter kleiner Gang zu großen, kammerartigen Räumen, die teils mit Spermien, teils mit Secret erfüllt sind (Taf. VI, Fig. 15 u. 19). Die Deutung dieser Räume in histologischer Beziehung ist äußerst schwierig. Auf Grund meiner Präparate möchte ich annehmen, daß es sich um sehr vergrößerte, birnförmige Zellen handelt, deren Plasma vollständig vacuolisiert ist. Diese Anschauung läßt sich damit begründen, daß neben diesen vacuolisierten Zellen kleinere, aber gleichgestaltete zu finden sind (Taf. VI, Fig. 15), die noch mit Plasma erfüllt sind und einen

großen, runden Zellkern besitzen, und es hat tatsächlich den Anschein, als ob diese Zellen in die vorerwähnten Kammern sich umwandelten. Diese mit Sperma erfüllten Höhlen münden, wie Fig. 15 und 19 erkennen lassen, von der Dorsalseite her in die gewöhnlich röhrenförmige Bursa, die jedoch in einzelnen Fällen durch Spermamassen aufgetrieben war. Die Bursaöffnung ist von zahlreichen, relativ großen, schlauchförmigen, fast die Hälfte der Körperdicke einnehmenden Drüsen umgeben, welche an manchen Präparaten bei Doppelfärbung mit Hämatoxylin-Eosin eine mehr violette, bei andern eine mehr rote Farbe aufwiesen.

An *M. lineata* schließt sich bezüglich des Baues der Bursa *M. fusca* an. Während aber bei *M. lineata* das Bursarohr an seiner Spitze keine konstante Erweiterung aufweist, schließt sich hier eine solche von platter, linsenförmiger Gestalt an dasselbe an (Taf. VI, Fig. 16), und in diese münden die von Sperma erfüllten Kammern. Eine ähnliche Schilderung für diese Art findet sich schon in der Monographie GRAFFS (8, S. 423), nur hat sich GRAFF über die Bedeutung der Blasen als modifizierte Zellen nicht ausgesprochen.

Bezüglich *M. bipunctata* kann ich keine weiteren Angaben machen, doch scheint sich diese Form an *M. fusca* bzw. *M. lineata* anzuschließen.

M. balanocephala zeigt ganz andre Verhältnisse. Vor der männlichen Geschlechtsöffnung erweitert sich der Oviduct plötzlich zu einem ansehnlichen Querspalt, der eine Breite von 64,6 und eine Höhe von 10,6 μ besitzt. Derselbe, von BÖHMIG Bursa copulatrix benannt (1, S. 8), kommuniziert durch zwei rechts und links von der Medianebene gelegene Poren mit der Außenwelt. In diese Partie münden zahlreiche Schleimdrüsen ein, und bei einem Individuum waren an dieser Stelle Spermamassen angehäuft.

Bei *M. fuhrmanni* liegt an der Vereinigungsstelle der beiden Oviducte zum unpaaren Keimleiter (Textfig. 3) eine kugelige, blasige Erweiterung, die durch einen senkrecht zur Ventralseite absteigenden Gang sich nach außen öffnet (Taf. VI, Fig. 23). Die Wandung dieser Blase besteht aus einem feinmaschigen Protoplasma, in welchem sich feine Ringmuskeldurchschnitte erkennen lassen (Taf. VI, Fig. 23 *m*). Der die Verbindung zur Außenwelt herstellende Gang wird von einem eingesenkten Epithel gebildet. Wie bei den früher erwähnten Formen fand ich auch hier Spermamassen vor.

Wie aus den Arbeiten BRAUNS (3, S. 109) und HOFSTENS (11, S. 553) hervorgeht, sind *Mesostomum auditivum* Pless., *Mesostomum*

morgiense Pless., *Monotus relictus* Zacharias, *Automolus morgiensis* Braun, *Monotus lacustris* Zacharias identische Formen. *Mesostoma auditivum* wurde von Graff (8, S. 284) zu den Mesostomiden gestellt, von Zacharias (21, S. 505—516) hingegen zu den Monocelididen, und zwar speziell zu dem Genus *Monotus*, während es Braun (3, S. 109) in das Genus *Automolus* einreihte, da die weibliche Geschlechtsöffnung hinter der männlichen gelegen ist. Außer den genannten Forschern hat sich in der jüngsten Zeit Hofsten (11, S. 553) mit dieser Form beschäftigt. Er kommt zu der Überzeugung, daß sich dieses Turbellar weder dem Genus *Monotus* noch *Automolus* einreihen läßt, und führt deshalb eine generische Trennung durch.

Die Gründe, welche dazu führten, *Otomesostoma* den Monocelididen zuzurechnen, sind vornehmlich darin zu suchen, daß *Otomesostoma* eine Statocyste, einen Pharynx plicatus, folliculäre Hoden besitzt, und daß die Lagerung der Keimstöcke eine ähnliche ist wie bei den typischen Monocelididen. Ein genauer Vergleich läßt nun aber erkennen, und ich beziehe mich auf die Untersuchungen Hofstens wie auf eigne, daß diesen Übereinstimmungen große Verschiedenheiten in der Organisation gegenüber stehen, so daß man eine schärfere Trennung der Genera *Monocelis* und *Otomesostoma* vornehmen muß. Diese Differenzen sind vor allen Dingen in gewissen Eigentümlichkeiten des Genitalapparates, im Bau des Nervensystems und im Vorhandensein von Wimpergrübchen, die in so charakteristischer Ausbildung nur bei *Otomesostoma* auftreten, gegeben. Auf anderweitige kleine Verschiedenheiten, die sich hinsichtlich des Epithels, des Hautmuskelschlauches, Drüsen usw. ergeben, will ich nicht weiter eingehen, da es sich da um Dinge handelt, die für die systematische Stellung von geringer Bedeutung sind und durch Anpassung an die Lebensweise hervorgerufen sein können.

Ich möchte übrigens hervorheben, daß meine Untersuchungen in bezug auf das Gehirn durchaus nicht mit denjenigen Hofstens übereinstimmen. Ich habe mich von einer so markanten Trennung einer sensoriellen und motorischen Partie, wie sie von Hofsten geschildert wird, nicht überzeugen können, und ich möchte auch Hofsten gegenüber bemerken, daß die Schilderung des Nervensystems, wie sie Lang (14, S. 67—69) für die marinen Tricladen gibt, doch nicht nach den Untersuchungen Böhmigs, ohne weiteres aufrecht erhalten werden kann, besonders hinsichtlich der Sonderung in einen sensoriellen und motorischen Abschnitt, da wie Böhmig (2, S. 270) nachgewiesen, ein so exquisiter Sinnesnerv wie der Nervus opticus aus einer Gehirnpartie

entspringt, welche der motorischen Region LANGS zuzurechnen wäre.

Die angeführten Daten zeigen, daß in manchen Punkten wesentliche Übereinstimmung, in andern wieder wesentliche Differenzen zwischen dem Genus *Monocelis* und *Otomesostoma* bestehen. Immerhin möchte ich beide Gattungen in derselben Familie belassen, diese jedoch in die beiden Unterfamilien Monocelidinae und Otomesostomatinae zerlegen. Aus meiner Darstellung geht hervor, daß die GRAFFsche Familiendiagnose der Monocelididen einiger Änderungen bedarf, und es wären dieselben zu charakterisieren als: *Alloeocoela* von gestreckter oder mehr platter Form mit zwei oder drei, selten vier Geschlechtsöffnungen; mit zahlreichen Hodenfollikeln ventral zwischen Gehirn und Pharynx, mit an der Basis des Pharynx gelegenen Keimstöcken, Pharynx plicatus und Statocyste.

1. Subfamilie: Monocelidinae.

Monocelididen von langgestreckter Gestalt mit drei bzw. vier Geschlechtsöffnungen, von denen die der Bursa seminalis am meisten rostrad, die des Antrum femininum am meisten caudad gelegen ist. Pharynx cylindrisch, in der Längsachse des Tieres gelegen, Mündung nach hinten gerichtet. Hinterende verbreitert, mit Klebzellen versehen.

Genus *Monocelis* (Charakter der 1. Subfamilie).

Monocelis fuhrmanni n. sp.

Die Länge der konservierten, wahrscheinlich kontrahierten Tiere schwankt zwischen 0,7 und 0,5 mm, bei einem mittleren Querdurchmesser von 0,15 bis 0,18 mm. Die Gestalt von *M. fuhrmanni* ähnelt derjenigen der übrigen Monocelidinen, besonders kommen *M. lineata* und *M. fusca* in Betracht. Wie mir aus einer Skizze, die Dr. FUHRMANN nach dem lebenden Tier entwarf, ersichtlich wird (Taf. VI, Fig. 11), ist der Körper im allgemeinen linienförmig, vorn am schmalsten, und nimmt gegen das Hinterende an Breite zu. Das Hinterende selbst ist etwas abgeflacht und verbreitert, während der übrige Körper drehrund ist.

Der von einem farblosen Saum umgebene Körper ist hell lederfarbig. Diese Färbung ist möglicherweise an den Darminhalt gebunden, da nichts ersichtlich war, was als die Ursache dieser Färbung hätte gedeutet werden können. Die Mundöffnung findet sich im zweiten Körperdrittel, hinter ihr liegen die Geschlechtsöffnungen. Die erste

dicht hinter dem Munde befindliche ist die Bursaöffnung (Textfig. 3 *bo*); von ihr sind die beiden andern Genitalöffnungen, die ihrerseits nahe aneinander gerückt sind, durch einen größeren Abstand entfernt (Textfig. 3 ♀ und ♂). Die Zahl der Hoden ist verhältnismäßig klein, es sind etwa 30—40 vorhanden. Zu beiden Seiten des Darms liegen die folliculär gebauten Dotterstöcke, die ebenfalls hinter dem Gehirn beginnen und sich bis zur weiblichen Geschlechtsöffnung erstrecken. Das männliche Copulationsorgan (Penis) ist sehr klein, annähernd birnförmig und entbehrt eines Stilettes. Sein Durchmesser liegt beiläufig zwischen 30 und 40 μ.

Die beiden Oviducte vereinigen sich hinter dem Pharynx zu einer blasenförmigen Bursa, die zugleich den Anfangsteil des unpaaren Oviducts darstellt.

Seitlich von der Statocyste liegen die wie bei *M. bipunctata* deutlich voneinander getrennten, mit rotem Pigment versehenen Augen.

Fundort: Triest.

Zu dieser Subfamilie ist möglicherweise auch das Genus *Hypotrichina* Calandruccio (5) zu ziehen, doch ist die Beschreibung, welche von Calandruccio gegeben wird, zuwenig genau, um einen genügenden Einblick in die Organisation zu gestatten. Die von ihm gegebenen Abbildungen sowie die Beschreibung lassen mich aber vermuten, daß es zu der ersten Unterfamilie gehört, da die Gestalt sowie die Form des Pharynx mehr an *Monocelis* als an *Otomesostoma* erinnern. Bezüglich des wesentlichen Punktes, nämlich der Zahl der Geschlechtsöffnungen, ist irgendwelche Entscheidung unmöglich.

2. Subfamilie: Otomesostomatinae.

Monocelididen von plumper Gestalt, mit zwei Geschlechtsöffnungen, die männliche vor der weiblichen; weibliche Hilfsapparate fehlen; vor der Vesicula seminalis eine Vesicula granulorum. Pharynx kurz, fast senkrecht zur Längsachse gestellt.

Genus *Otomesostoma*. Charakter der Subfamilie.

Literaturverzeichnis.

1. L. Böhmig, Turbellarien: Rhabdocöliden und Tricladen. Hamburger Magelhaensische Sommelreise 1902. Hamburg.
2. — Tricladenstudien. I. Tricladida maricola. Diese Zeitschr. Bd. LXXXI. Leipzig 1906.

3. M. Braun, Die rhabdocölen Turbellarien Livlands. Separatabdruck aus dem Archiv f. d. Naturkunde Liv.-, Ehst- u. Kurlands. Serie 2. Bd. V. Lief. 2. Dorpat 1885.
4. E. Bresslau, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Turbellarien. I. Die Entwicklung der Rhabdocölen u. Alloicölen. Diese Zeitschr. Bd. LXXVI. Leipzig 1904.
5. S. Calandruccio, Anatomia e sistematica die due specie di Turbellaria. Atti Accad. Gioenia sc. nat. Catania (4). Vol. X. Mem. 16. Catania 1897.
6. F. A. Forel et G. du Plessis, Esquisse générale de la faune profonde du Lac Léman. Bull. de la Soc. vaud. d. Sc. nat. Vol. XIII. 1874.
7. P. Francotte, Sur l'appareil excréteur des Turbellariés rhabdocoeles et dendrocoeles. Bull. Acad. roy. de Belgique. 3 sér. T. III. Bruxelles 1882.
8. L. v. Graff, Monographie der Turbellarien. I. Rhabdocoelida. Leipzig 1882.
9. — Turbellaria in: Dr. H. G. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. IV. Bd. Würmer: Vermes. Leipzig 1904/5.
10. R. Hesse, Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. II. Die Augen der Plathelminthen, insbesondere der tricladen Turbellarien. Diese Zeitschr. Bd. LXII. Leipzig 1897.
11. N. v. Hofsten, Studien über Turbellarien aus dem Berner Oberland. Diese Zeitschr. Bd. LXXXV. Leipzig 1907.
12. R. Jander, Die Epithelverhältnisse des Tricladenpharynx. Zool. Jahrbuch. Abt. f. Anat. Bd. X. Jena 1897.
13. O. S. Jensen, Turbellaria ad litora Norvegiae occidentalia. Turbellarier ved Norges vestkyst. Bergen 1878.
14. A. Lang, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie und Histologie des Nervensystems der Plathelminthen. IV. Das Nervensystem der Tricladen. Mitt. d. Zool. Stat. Bd. III. 1882.
15. F. Leydig, Zoologisches. 1) Über einige Strudelwürmer. Arch f. Anat. u. Physiol. Asc. Jahrg. 1854.
16. A. Luther, Die Eumesostominen. Diese Zeitschr. Bd. LXXXII. Leipzig 1904.
17. O. F. Müller, Vermium terrestrium et fluviatilium, seu animalium infusorium, helminthicorum et testaceorum, non marinorum succinata historia. Vol. I. pars 2. Havniae et Lipsiae 1773.
18. A. S. Oersted, Entwurf einer systematischen Einteilung und speziellen Beschreibung der Plattwürmer, auf mikroskopische Untersuchungen gegründet. Mit Holzschnitten u. 3 Tafeln. Kopenhagen 1844.
19. S. Pereyaslawzewa, Monographies des Turbellariés de la mer noire. Odesse 1892.
20. F. v. Wagner, Zur Kenntnis des Baues der sogenannten Haftpapillen von Microstoma lineare Oerst. Zool. Anz. XIV. Jahrg. Leipzig 1891.
21. O. Zacharias, Studien über die Fauna des großen und kleinen Teiches im Riesengebirge. Diese Zeitschr. Bd. XLI. Leipzig 1885.

Erklärung der Abbildungen.

Bedeutung der Bezeichnungen:

af, Antrum femininum;
am, Antrum masculinum;
au, Augen;
aub, Aufhängeband;
bg, Bursagang;
bk, Bursakammern;
bl, Bursalumen;
böf, Bursaöffnung;
bs, Bursa seminalis;
bz, birnförmige Zellen;
c, Cilien;
d, Darm;
dec, Ductus ejaculatorius;
dep, Drüsenepithel;
dez, Darmepithelzellen;
dl, Darmlumen;
dn, dorsaler Nerv;
dr, Drüsen;
drg, Drüsenausführungsgang;
drz, Drüsenzellen;
en, Epithelkerne;
ep, Epithel;
epsch, Epithelialplattenschicht;
fs, Fortsatz;
g, Gehirn;
göf, Geschlechtsöffnung;
k, Commissur;
kd, Klebdrüsen;
kz, Klebzellen;
lan, lateraler Nerv;
lm, Längsmuskeln;
lmb, Längsmuskelbündel;
ln, Längsnerv;
m, Mesenchym;
mn, Mesenchymkern;
n, Kern;
N, Kern (frühere Nebensteinchen);
od, Oviduct;
p, Penis;
pg, Pigment;
ph, Pharynx;
plst, Plasmastränge;
pr, Penisrohr;
ptm, Protractormuskeln;
rm, Ringmuskeln;
sk, Secretklümpchen;
skb, Secretballen;
sp, Sperma;
sph, Spermahaufen;
st, Statocyste;
stfk, stiftchenförmige Körper;
stk, Stiftchenkappe;
stl, Statolith;
str, Statolithenrest;
stw, Statocystenwand;
vd, Vas deferens;
vn, ventraler Nerv;
vs, Vesicula seminalis.

Tafel VI.

Fig. 1. *Monocelis lineata*. Epithelzellen aus einem Längsschnitt. Oc. II. Obj. VI.

Fig. 2. *Mon. lineata*. Klebzellen aus einem Flächenschnitt. Oc. II. 1/12 Im.

Fig. 3. *Mon. lineata*. Pigmentfleck mit Statocyste; nach dem Leben (Zeichnung Prof. L. Böhmig).

Fig. 4. *Mon. lineata*. Dasselbe (Zeichnung Prof. L. Böhmig).

Fig. 5. *Mon. lineata*. Dasselbe (Zeichnung Prof. L. Böhmig).

Fig. 6. *Mon. lineata*. Flächenschnitt durch das Hinterende. Oc. I. Obj. III.

Fig. 7. *Mon. fuhrmanni*. Längsnerv und Lateralnerv mit Commissuren; nach einem tangentialen Sagittalschnitt. Oc. I. Obj. III.

Fig. 8. *Mon. lineata*. Querschnitt durch die Statocyste. (Hämatoxylin-Eosin.) Oc. I. Obj. VI.

Fig. 9. *Mon. lineata.* Dasselbe. (Eisenhämatoxylin-Eosin.) Oc. I. Obj. VI.

Fig. 10. *Mon. fuhrmanni.* Dasselbe. (Hämatoxylin-Eosin.) Oc. I. Obj. VI.

Fig. 11. *Mon. lineata.* Statocyste; nach dem Leben. (Zeichnung Prof. L. Böhmig.) 1/20 Im.

Fig. 12. *Mon. lineata.* Schema des Gehirns und der daraus entspringenden Nerven, nach Flächenschnitten. Oc. I. Obj. III.

Fig. 13. *Mon. fuhrmanni.* Penis, nach einem Querschnitt. Oc. I. Obj. V.

Fig. 14. *Mon. fuhrmanni.* Habitusbild; nach dem Leben (Zeichnung Dr. F. Fuhrmann).

Fig. 15. *Mon. lineata.* Bursa seminalis, nach einem Längsschnitt; zwei hintereinander gelegene Schnitte kombiniert. Oc. I. Obj. V.

Fig. 16. *Mon. fusca.* Schematischer Sagittalschnitt zur Darstellung des Copulationsapparates. Oc. 0. Obj. I.

Fig. 17. *Mon. lineata.* Penis, nach einem Querschnitt; zwei hintereinander gelegene Schnitte kombiniert. (Eisenhämatoxylin-Eosin.) Oc. II. Obj. V.

Fig. 18. *Mon. lineata.* Retinakolben. (Eisenhämatoxylin-Eosin.) Oc. I. Obj. VI.

Fig. 19. *Mon. lineata.* Schema des Copulationsapparates nach Sagittalschnitten. Oc. II. Obj. III.

Fig. 20. *Mon. balanocephala.* Penis, nach einem Querschnitt. (Zeichnung Prof. Dr. L. Böhmig.) Oc. 0. Obj. VI.

Fig. 21. *Mon. balanocephala.* Dasselbe nach einem Längsschnitt. (Zeichnung Prof. Dr. L. Böhmig.) Oc. 0. Obj. VI.

Fig. 22. *Mon. balanocephala.* Penis, nach einem Querschnitt. (Zeichnung Prof. Dr. L. Böhmig.) Oc. 0. Obj. VI.

Fig. 23. *Mon. fuhrmanni.* Querschnitt durch die Bursa seminalis. Zwei Schnitte kombiniert. Oc. I. Obj. V.

Fig. 24. *Mon. balanocephala.* Querschnitt durch den Oviduct, im paarigen Teil desselben. (Zeichnung Prof. Dr. L. Böhmig.) Oc. I. Obj. VI.

Fig. 25. *Mon. balanocephala.* Querschnitt durch den Oviduct, im unpaaren Teil, vor der Bursa. (Zeichnung Prof. Dr. L. Böhmig.) Oc. I. Obj. V.

Weitere Regenerationsstudien an Polychäten.

Über die Regeneration von Nereis diversicolor (O. F. Müller).

Von

Josef Nusbaum,

o. ö. Professor der Zoologie und vergleichenden Anatomie an der k. k. Universität Lemberg.

Mit Tafel VII—IX.

I. Einleitung.

In einer (11) im Jahre 1905 in dieser Zeitschrift (Bd. LXXIX. 2) veröffentlichten Arbeit habe ich die Regeneration der Polychäten *Amphiglene mediterranea* Leydig und *Nerine cirratulus* Delle Ch. näher beschrieben, und zwar sowohl die Regeneration des Vorderendes, wie auch des hinteren Körperendes. Inzwischen sind zwei Arbeiten erschienen, die dasselbe Thema behandeln und teilweise dieselben Objekte betreffen, und zwar untersuchte Driesch (3) die Regeneration der *Amphiglene mediterranea* und Iwanoff (5) diejenige von *Nerine cirratulus*. Die erstere dieser Arbeiten läßt die histologischen Prozesse gänzlich beiseite, und was die allgemeinen Verhältnisse der gröberen Regenerationsprozesse anbetrifft, so stimmen die Untersuchungen von Driesch vollkommen mit den von mir veröffentlichten überein. *Amphiglene* regeneriert in jeder Richtung das Distale zuerst, und dann schieben sich die weiteren Segmente proximalwärts. Im Hinterregenerate bildet sich also zuerst das Analsegment mit den Analcirren, im Vorderregenerate das Kopfsegment mit den Kiemen. Ich kann auch die Drieschsche Beobachtung bestätigen, daß *Amphiglene* auch gleichzeitig vorn und hinten regenerieren kann, wobei ceteris paribus weder die gleichzeitige hintere Regeneration die vordere, noch die vordere die hintere Neubildung verzögert, wenn keine große Zahl von Segmenten (fünf bis acht) entfernt wird.

Was die Arbeit von Iwanoff anbetrifft, so stimmen zwar die meisten von diesem Verfasser erhaltenen Resultate mit den meinigen

überein, in manchen Punkten aber existieren nicht unwichtige Differenzen, welche mich unter anderm veranlaßt haben, die Regeneration der Polychäten noch weiter zu untersuchen. An einem äußerst reichen und vom histogenetischen Standpunkte sehr entsprechendem Material konnte ich viele bisher noch etwas strittige Punkte aufklären. Da ich aber hauptsächlich beabsichtigte, die Frage zu beantworten, inwieweit bei den Regenerationsprozessen der Polychäten eine Wiederholung der Ontogenese obwaltet, und wie weit die neu entstehenden, noch undifferenzierten jungen Regenerationsgewebe zur Bildung von bestimmten Geweben und Organen des künftigen definitiven Regenerates prädestiniert sind, habe ich mich begnügt, nur die Entwicklung des Hinterregenerates, wo die Prozesse der Regeneration viel rascher, energischer und ausgiebiger verlaufen, zu untersuchen.

Ich muß bemerken, daß, wenn man die äußerst zahlreichen modernen Arbeiten über die Regeneration bei verschiedenen Tieren miteinander vergleicht, man verhältnismäßig nur sehr wenige findet, die sich auf eine breitere histogenetische Basis stützen; die Mehrzahl der betreffenden Experimente und Beobachtungen sind äußerst oberflächlich. Man begnügt sich leider in vielen Fällen mit der Konstatierung der Tatsache, daß etwas, was abgeschnitten wird, regeneriert, oder höchstens, daß die äußeren Erscheinungen der Regeneration so oder anders verlaufen, im Zusammenhange mit der verschiedenartigen Art und Weise der vorgenommenen Operation, aber was die histogenetischen Prozesse anbetrifft, welche uns allein in das Problem der Regeneration tiefer eindringen lassen, findet man sehr oft äußerst wenig oder gar nichts. Ich bin aber der Ansicht, daß es für die Lösung der großen biologischen Probleme, welche mit der Regenerationsfrage verknüpft sind, viel wichtiger ist, zu wissen, auf welchem histogenetischen Wege die betreffenden Prozesse verlaufen, als dieselben nur, sozusagen, von ganz formaler Seite kennen zu lernen. Bisher stützen sich unsre diesbezüglichen Kenntnisse mit wenigen Ausnahmen fast nur auf die Verhältnisse, welche bei der Regeneration der Wirbeltiere und Anneliden hervortreten; die möglichst genaue Ergründung derselben für die Lösung vieler Fragen von allgemeinerer Bedeutung erscheint deshalb sehr wünschenswert.

Nereis ist überhaupt ein vorzügliches Material für die betreffenden Untersuchungen. Erstens deshalb, weil man das Tier in sehr großen Mengen bekommen kann; in Triest, wo ich an der dortigen zoologischen Station gearbeitet habe, kann man das Tier leicht in sehr zahlreichen Exemplaren beschaffen und sogar bei den Fischern auf dem Markte

bestellen. Zweitens sind die Würmer äußerst kräftig und lebenszäh, operierte Exemplare leben in kleinen Aquarien sehr gut monatelang zwischen Ulvablättern und ertragen eine längere Reise. Ich habe eine große Menge operierter Exemplare aus Triest nach Lemberg mitgebracht, und hier lebten sie in kleinen Aquarien, die mit dem [illegible] Wasserleitungdurchlüftungsapparate gelüftet werden, viele Monate in ganz gesundem Zustande. Drittens unterliegen diese Würmer in der freien Natur oft Verletzungen und regenerieren dabei sehr energisch, weshalb man unter den gefangenen Exemplaren zahlreiche Individuen trifft, die mit Regenerationskegeln von verschiedener Größe versehen sind, wobei ich bemerken kann, daß diese natürlichen Regenerationskegel vollkommen dieselben Verhältnisse aufweisen wie diejenigen, welche man auf künstlichem Wege erhält.

II. Einige Bemerkungen über die Regenerationsfähigkeit der Nereis.

Auf Grund meiner früheren (13, 14, 15), ein verschiedenartiges Material betreffenden Untersuchungen gelangte ich zu dem Schlusse, daß die Regenerationsfähigkeit der Tiere Momente zweierlei Art bedingen: 1) teilweise äußere Momente, welche die Verletzbarkeit irgendwelcher Körperabschnitte begünstigen; 2) hauptsächlich aber die inneren Momente, und zwar die strukturellen Verhältnisse der betreffenden Tiere, die größere oder geringere Plasticität und Proliferationsfähigkeit der Gewebe. Je mehr z. B. ein Organismus wenig differenzierte Epithelien besitzt, welche einen embryonalen Charakter aufweisen, und je weniger er stark differenzierte Bindegewebe besitzt, welche arm an Zellen und reich an zähen, wenig plastischen Fasern sind, desto geringer ist die Vulnerabilität und desto größer die Regenerationsschwierigkeit. Im Gegenteil, je mehr die plastischen Epithelien überwiegen und je weniger es von zähen, stark differenzierten Bindegeweben gibt, desto größer ist die Vulnerabilität und auch die Regenerationsfähigkeit. Es ist daher verständlich, daß je jünger ein Organismus, desto regenerationsfähiger ist er, daß ein solcher Organismus, wie z. B. *Amphioxus*, dessen Körperwand nur aus einer Schicht eines hochdifferenzierten Epithels und aus einer verhältnismäßig äußerst dicken, bindegewebigen, höchst zellenarmen, zähen Cutisschicht besteht, welcher eine mächtige, elastische, aus hoch differenzierten und veränderten Zellen bestehende Chorda und eine dicke, fast ganz zellenfreie, zähe, die Chorda umgebende und zwischen die Muskeln hineindringende Gewebsschicht besitzt, dessen Vulnerabilität äußerst gering ist, auch äußerst geringe Regenerationsfähigkeit aufweist.

Zugunsten der obigen Auseinandersetzungen sprechen auch die auf *Nereis diversicolor* sich beziehenden Verhältnisse. Dieses Tier unterliegt in der freien Natur sehr leicht Verletzungen, und zwar aus folgenden Gründen: 1) Es bewohnt infolge eines Stereotropismus enge Spalten oder den Schlamm des Meeresgrundes, was beim Besitze von sehr langen Borsten leicht zu Verletzungen führt. 2) Die Leibeswand ist verhältnismäßig dünn und schwach, da sie nur aus einer Schicht kubischen Epithels und einer sehr dünnen Schicht circulärer Muskeln, welche von innen von einer zarten Peritonealwand bedeckt ist, besteht; die paarigen longitudinalen Muskeln bilden nur zwei enge Streifen an der Ventralwand und zwei an der Dorsalwand des Körpers. 3) Die Leibeshöhle ist verhältnismäßig sehr geräumig, besonders in der Periode der Geschlechtsreife, wenn die stark entwickelten Geschlechtsprodukte einen großen Druck auf die Leibeswand ausüben. Man trifft infolgedessen sehr oft in der Natur Individuen, die in größerem oder geringerem Maße verletzt sind. Der großen Verletzbarkeit entspricht ja in diesem Falle eine große Regenerationsfähigkeit, und man findet, wie erwähnt, in der freien Natur sehr oft Individuen mit den Regenerationskegeln. Auch nach künstlichem Abtrennen einer größeren Anzahl Körpersegmente regeneriert der Körper sehr leicht.

III. Variationen und Regulationen in der Bildung des Regenerationskegels.

Wie ich schon in meiner (14) Arbeit über die Regeneration der Enchytraeiden hervorgehoben habe, findet man sehr oft bei den Regenerationserscheinungen verschiedener Tiere individuelle Schwankungen, und zwar in unvergleichlich höherem Maße als bei den ontogenetischen Prozessen. Eine solche Variation habe ich auch in hohem Maße bei der Regeneration von *Nereis* gefunden, wie es unten näher dargelegt werden wird. Ich ersehe überhaupt zwei Ursachen dieser Schwankungen bei den regenerativen Prozessen. Erstens die Mannigfaltigkeit der natürlichen Verwundungen oder der künstlich ausgeführten Operation. Wenn wir unsre äußerst groben Methoden (Schnitt mit einem Messer oder mit Scheren an einem lebendigen sich bewegenden Tiere ausgeführt) mit der Kompliziertheit und Feinheit der betreffenden Gewebe und Organe vergleichen, so kommen wir zu dem Schlusse, daß fast in jedem einzelnen Falle, obwohl die Bedingungen der Operation uns identisch zu sein scheinen, der Effekt derselben jedoch etwas different ausfallen muß; nicht immer ist z. B. der Schnitt vollkommen seitlich symmetrisch, nicht immer wird von der Bauch-

seite so viel wie von der Dorsalseite weggenommen, nicht immer werden dieselben Organe und Teile derselben durchgeschnitten, und alle diese, wie auch viele andre, selbst die minimalsten Differenzen verursachen schon Verschiedenheiten im Verlaufe der betreffenden Regenerationsprozesse. Es folgt daraus, wie vorsichtig man sein muß, wenn man allgemeine Schlüsse aus diesen Variationen ziehen will. Eine zweite Ursache liegt darin, daß die Gewebe des fertigen Tieres nicht so plastisch sind als beim Embryo, daß die Vererbungsanlagen hier ganz spezialisiert sind oder wenigstens in gewisser Richtung in verschiedenen Geweben prävalieren und endlich, daß, während in der Ontogenie zum größten Teil nur Bildungsprozesse im Spiele sind, hier, bei der Regeneration, infolge der Verletzung sowohl formative Prozesse wie auch Rückbildungsprozesse zum Vorschein kommen; es folgt daraus eine außerordentliche Kompliziertheit der Vererbungstendenzen, es wird gewöhnlich mehr gebildet als nötig ist, wie ich es an einer andern Stelle (15) nachgewiesen habe; es erscheint gewissermaßen eine Art starken und komplizierten Kampfes ums Dasein zwischen den Geweben des Regenerates, und je komplizierter die Bildungsprozesse, desto größer die Verschiedenheiten in dem Effekte derselben. Die erwähnte Variation ist am größten in den allerersten Stadien der Regeneration; nach einer gewissen Zeit erfolgt aber sozusagen ein Ausgleich, eine Restitution der normalen Verhältnisse, eine Regulation, nach welcher schon der weitere Regenerationsprozeß nach gewissen konstanten Regeln verläuft. Um diese Regeln zu ergründen, muß man sehr viele sich regenerierende Individuen untersuchen (die sich unter mehr oder weniger gleichen Bedingungen entwickeln) und den Moment bestimmen, von welchem an der normale, konstante Verlauf der Regeneration beginnt.

Wie groß und verschiedenartig die Variationen in den ersten Stadien der Regeneration sind, das beweisen folgende Tatsachen. Bei 13 Individuen, denen am 13. April sechs bis zehn hintere Körpersegmente abgetrennt worden sind, und welche bis 16. Mai, also ungefähr in 32 Tagen, sich regenerierten, fand ich folgende Verhältnisse: a. bei einem Exemplare (Fig. 1) waren die Analcirren und Analhöcker (s. weiter) entwickelt, und der ganze Regenerationskegel bestand überhaupt aus acht Segmenten, von denen die sieben vorderen mit Parapodienanlagen versehen waren, welch letztere je aus zwei Höckerchen für den ventralen und dorsalen Cirrus und aus zwei andern für den ventralen und dorsalen Parapodialast bestanden. b. Bei einem Exemplare waren die Analcirren und Analhöcker entwickelt, und der ganze

Regenerationskegel bestand aus sechs Segmenten, von welchen nur die drei ersteren mit Parapodien versehen waren, die aber einen viel höheren Entwicklungsgrad aufwiesen als im ersteren Falle; besonders die zwei vorderen Paare waren schon sehr stark entwickelt, besaßen einen langen Bauchcirrus und einen kürzeren Dorsalcirrus, und lange Borsten an den beiden Parapodialästen (Fig. 2); c. bei einem Exemplare waren die Analcirren und Analhöcker entwickelt, und der Regenerationskegel bestand überhaupt nur aus drei Segmenten, von welchen das erste mit einer kleinen Anlage für den Bauchcirrus versehen war, während Anlagen für den Dorsalcirrus und für die beiden Parapodialäste noch gar nicht zum Vorschein kamen (Fig. 3); d. bei einem Exemplare (Fig. 4) waren die Analcirren und Analhöcker entwickelt, und der Regenerationskegel bestand überhaupt aus vier Segmenten, wobei auf den drei ersten die Anlagen der Parapodien als je zwei äußerst kleine und weit voneinander stehende Höckerchen vorhanden waren, die zweifellos Anlagen des ventralen und dorsalen Cirrus bildeten, während die Anlagen der Parapodialäste noch unentwickelt waren; e. bei sechs Exemplaren waren nur die Analcirren und Analhöcker entwickelt; sie zeigten aber einen verschiedenen Entwicklungsgrad, und zwar (Fig. 5) waren in einem Falle die Analhöcker ungewöhnlich groß, von den Analcirren der rechte viel länger als der linke, wobei vor dem Analsegment noch die Anlage eines einzigen Segmentes des künftigen Regenerationskegels zu sehen war. Bei andern Exemplaren (Fig. 6) waren die Analhöcker kleiner, schief gestellt und die Analcirren gleicherweise von differenter Länge (die schiefe Stellung ist, wie wir es unten noch sehen werden, eine Folge des schiefen Schnittes bei der Operation des Wurmes). Eine ungleiche Länge der Analcirren und eine verschiedene Ausbildung der Analhöcker ist aus den Fig. 7, 8, 9 und 10 bei noch vier andern Exemplaren dieser Gruppe zu ersehen; f. bei drei Exemplaren endlich waren nur die Analhöcker entwickelt, und auch sie waren bei diesen Individuen von differenter Größe (Fig. 11, 12, 13) und Ausbildung; nur bei einem dieser Exemplare (Fig. 11) waren die allerersten Spuren der Analcirren zu sehen, während bei den zwei andern keine Spur von denselben zu finden war.

Aus der obigen Zusammenstellung ersehen wir die außerordentliche Mannigfaltigkeit im Verlaufe der Regeneration in den ersten Wochen derselben.

Eine ebensolche Mannigfaltigkeit zeigen auch viele andre Reihen der von uns operierten Individuen. So z. B. bei sechs Exemplaren, die den 20. Mai operiert und den 13. Juni fixiert worden sind, die sich

also ungefähr während 21 Tagen regenerierten, fand ich folgende Verhältnisse.

a. Bei einem Exemplare (Fig. 14) waren die Analcirren stark, die Analhöcker weniger deutlich entwickelt, der Regenerationskegel war rechts mit drei, links mit vier Anlagen von Parapodien versehen, wobei jedoch die rechten, besonders das erste derselben einen viel größeren Entwicklungsgrad und eine bedeutendere Größe zeigte als alle andern. b. Bei einem andern Exemplare waren die Analhöcker viel deutlicher als im vorigen Fall, der Regenerationskegel war aber lediglich mit einem Paare von Parapodienanlagen versehen, wobei das linke Parapodium bedeutend stärker entwickelt war als das rechte (Fig. 15). c. Bei einem Exemplare (Fig. 16) waren die Analhöcker viel breiter als bei dem vorigen, und die Parapodienanlagen (ein Paar) waren beiderseits symmetrisch entwickelt. d. Eine besondere Form zeigte der kleine Regenerationskegel in dem in Fig. 17 abgebildeten Exemplare, wo die Analhöcker eine verhältnismäßig geringe Größe aufwiesen und zwischen dem Analsegment und dem präanalen Segment, das hier besonders breit, eine Verengerung vorhanden war; die Anlagen der Parapodien (ein Paar), aus je zwei Höckerchen bestehend, waren sehr klein. e. In dem in Fig. 18 abgebildeten Exemplare waren die Analhöcker klein und schief gestellt, und die Parapodienanlage am präanalen Segment war nur einerseits (links) entwickelt, infolge eines schiefen Schnittes beim künstlichen Abtrennen der Segmente. f. Endlich waren die Analhöcker äußerst klein, die Analcirren gleicherweise sehr schwach entwickelt, und es gab keine Spur von präanalen Segmenten bei dem in Fig. 19 abgebildeten Individuum.

Selbst bei Individuen, welche sich während 56 Tagen regenerierten, zeigten sich bedeutende Verschiedenheiten in der Ausbildung des Regenerationskegels (operiert den 13. April, fixiert den 7. Juni). Es mögen das vier Exemplare illustrieren, die in Fig. 20 bis 23 dargestellt sind. a. Bei dem Exemplare Fig. 20 ist der Regenerationskegel vorn ungewöhnlich verbreitert, so daß er mehr oder weniger trianguläre Form zeigt; die Analhöcker sind etwas mehr verlängert als gewöhnlich, und von den fünf Paaren Parapodienanlagen sind die drei vordersten sehr groß, stark entwickelt und mit Borsten versehen, während die zwei hinteren viel kleiner sind und keine nach außen hervorragende Borsten besitzen. b. Bei dem Exemplare Fig. 22 sind die Analhöcker viel breiter, das erste Parapodienpaar des kurzen Regenerationskegels zeigt eine sehr starke Entwicklung, das zweite dagegen ist sehr klein, wobei eine gewisse Ungleichheit in der Größe der rechten und linken

Parapodien zu beobachten ist. c. Sehr interessant ist der kleine Regenerationskegel bei dem Individuum Fig. 23, und zwar infolge der außerordentlichen Kleinheit der Analhöcker, welche zwischen der Basis der beiden Analcirren liegen, während bei andern Exemplaren (vgl. z. B. Fig. 21 u. 22) die Analcirren von den Analhöckern selbst den Anfang nehmen; in diesem Falle ist noch keine Spur von Parapodienanlagen zu sehen. Ich möchte mich mit den oben beschriebenen und abgebildeten Exemplaren begnügen, muß aber hinzufügen, daß fast ein jedes Individuum gewisse Verschiedenheiten oder kleine Abnormitäten in den ersten Wochen der Regeneration zeigte, sowohl der Größe, wie auch der Form der einzelnen Bestandteile in allen neugebildeten Organen nach. Erst nach und nach verschwanden diese Verschiedenheiten, und es erfolgt, wie gesagt, ein Ausgleich zwischen den Bestandteilen des Regenerationskegels, der immer mehr die Größe und Form des normalen hinteren Körperabschnittes annimmt.

Wir wollen nun fragen, inwiefern die Art und Weise der Durchführung des Schnittes, mit andern Worten, die Richtung und Größe der Wunde gewisse Abnormitäten in den Regenerationsprozessen bedingt? Andre Forscher haben schon diese Frage an andern Objekten näher betrachtet, besonders Barfurth (1 u. 2), Morgan (12) und K. Hescheler (5 u. 6).

Wenn der Schnitt in schiefer Richtung nach links oder rechts durchgeführt wird, dann erscheint die erste Anlage des Regenerationskegels schiefgestellt, wobei die Längsachse desselben senkrecht zur Schnittfläche gerichtet ist. Ein solches Verhältnis wurde schon bei andern Objekten von manchen Forschern beobachtet. Hier aber ist diese Regel nur für die allerersten Entwicklungsstadien gültig; durch ein lokales ungleichmäßiges Wachstum kommt es bald zum Ausgleich und zur Regulation der weiteren Wachstumsrichtung des Kegels, so daß die lange Achse desselben mit der Hauptachse des Wurmkörpers zusammenfällt. Ganz dasselbe scheint mir stattzufinden, wenn ein Schnitt in schiefer Richtung ventralwärts oder dorsalwärts durchgeführt wird. In Fig. 6, wo der Schnitt so schief verlief, daß links fast das ganze betreffende Parapodium abgetragen wurde, sieht man ganz deutlich auch die entsprechend schiefe Stellung des kleinen Regenerationskegels. Aber einen sehr interessanten Wachstumsausgleich finden wir in Fig. 1. Hier verlief gleicherweise der Schnitt sehr schief, vielleicht noch schiefer als im vorigen Falle, da hier schon keine Spur vom hintersten alten linken Parapodium zu sehen ist; wir sehen hier aber, daß das vorderste Segment des Regenerationskegels ungleich-

mäßig wächst: links ist es viel breiter als rechts; links besitzt es auch ein viel besser entwickeltes Parapodium als rechts, wo es, in einem Winkel versteckt, noch sehr klein ist. Infolge eines solchen ungleichmäßigen Wachstums liegen schon alle darauffolgende Segmente in der Hauptachse des Körpers. Eine etwas schwächere Entwicklung der Parapodien sieht man sogar in den drei nächsten Segmenten, was auch eine regulatorische Bedeutung hat. Auch bei dem in Fig. 1 dargestellten Exemplare verlief der Schnitt ganz schief, rechts war fast das ganze Parapodium abgetragen, der Regenerationskegel jedoch verläuft schon in der Richtung der Hauptachse der Körpers, und zwar infolge eines stärkeren Wachstums der Basis des abgetragenen Parapodiums, welche weit mehr nach hinten reicht als die Basis des anderseitigen Parapodiums. Wir sehen also, daß auch in der Art und Weise der betreffenden Regulation eine Verschiedenheit herrscht: im oben beschriebenen Falle bedingte das schnellere Wachstum des vordersten neugebildeten Segmentes, in diesem dagegen das stärkere Wachstum der Basis des alten, verwundeten Parapodiums — die Veränderung in der Lage der Richtungsachse des Regenerationskegels nach einem **schiefen Querschnitte des Wurmkörpers.**

Nicht unbedeutende Variationen kommen auch in der Lage der Afteröffnung in frühen Entwicklungsstadien des Regenerationskegels vor. Normal liegt dieselbe terminal am Hinterende des Körpers oberhalb der beiden Afterhöcker, welche eine ventroterminale Lage haben. Während der Regeneration erscheint nun die Afteröffnung am häufigsten an derselben Stelle, z. B. in Fig. 23. Manchmal erscheint aber dieselbe ventral, hinter den Afterhöckern von einem gefalteten Wulste umgeben, wie es z. B. in Fig. 10 zu sehen ist. Es kommt auch vor, daß die Afteröffnung zwar terminal liegt, aber in der Mitte zwischen den beiden Analhöckern, die eine mehr laterale Lage in diesem Falle aufweisen (Fig. 24 oder Fig. 13). Eine enge Afteröffnung zwischen und oberhalb der beiden sehr großen Analhöcker sehen wir in Fig. 12. Noch seltener liegt die Afteröffnung dorsal, was um so interessanter ist, da bei manchen andern Anneliden, z. B. bei den Enchytraeiden, nach meinen früheren Untersuchungen, die dorsale Lage des Afters in den ersten Regenerationsstadien fast die Regel ist. Hier ist es eher eine Seltenheit. Ich habe zweimal eine solche Lage des Afters beobachtet. In beiden Fällen (Fig. 18 und Fig. 25) war die Öffnung spaltenförmig, sie lag oberhalb und etwas vor den Analhöckern und außerdem unsymmetrisch, seitlich von der Medianebene.

Da ich in späteren Regenerationsstadien gewisse Übergänge in

der Lage des Afters von der ventralen oder dorsalen Seite gegen das Hinterende beobachtete, und in weiter fortgeschrittenen Regenerationskegeln die Analöffnung immer terminal liegt, so schließe ich daraus, daß endlich immer eine Regulation in dem Sinne stattfindet, daß der After eine terminale Lage bekommt. Differenzen in der Lage des Afters während der ersten Regenerationsstadien sind wahrscheinlich zum größten Teil von der Richtung des ausgeführten Schnittes abhängig. Ich konnte mich wenigstens überzeugen, daß ein schiefer Schnitt in der Richtung gegen die ventrale oder dorsale Körperseite eine mehr ventrale oder dorsale Lage des Afters in den früheren Entwicklungsstadien verursacht.

Noch eine Frage muß ich erörtern bei der Betrachtung dieser Gestalt-Regulationen des Regenerationskegels. Nach der Ausführung eines sehr schiefen Schnittes kann man an der einen Seite das ganze Parapodium oder wenigstens den größten Teil desselben abtrennen. In diesem Falle muß sowohl die einseitige Reparation des Parapodiums, wie auch die Bildung eines neuen Regenerationskegels stattfinden. Die Bildung dieses letzteren, wie wir unten sehen werden, und wie wir es schon bei andern Anneliden beschrieben haben, erfolgt nach festen Regeln; es entsteht nämlich zuerst das Analsegment, erst dann erscheinen vor diesem, zwischen demselben und dem alten Körperteil, immer neue Segmente, so daß das jüngste dem Analsegment am nächsten liegt. Nun ist die Frage zu beantworten, wie sich die Reparation des einseitig abgetrennten hintersten Parapodiums zu der Bildung des neuen Regenerationskegels verhält, und zwar, ob die volle Reparation desselben vor der Ausbildung dieses letzteren oder erst nachher erfolgt und ob die einseitig mehr in Anspruch genommene Regenerationsarbeit einen gewissen Einfluß auf eine temporäre Asymmetrie des ganzen Regenerates ausübt? Gewöhnlich erfolgt die Regeneration des einseitig abgetragenen Parapodiums viel schneller, als die Ausbildung eines Regenerationskegels mit Anlagen seiner Parapodien, wobei zuerst die terminalen Teile des Parapodiums als kleine Höckerchen zum Vorschein kommen, die dem künftigen ventralen und dorsalen Cirrus und den beiden Parapodialästen entsprechen; diese Höckerchen oder Fortsätze erscheinen noch lange bevor das Parapodium seine gewöhnliche Länge erreicht. Wir sehen z. B. in Fig. 4, 14 u. 19 die erwähnten Fortsätze am Gipfel des noch sehr kurzen, in Regeneration begriffenen Parapodiums; in Fig. 6, 4 u. 19 sind schon diese Teile entwickelt, während am Regenerationskegel noch keine Spur von Segmenten zu sehen ist, oder, wenn einige dieser letzteren

schon zur Ausbildung gelangen, wenigstens die Parapodienanlagen derselben noch äußerst wenig entwickelt sind. Manchmal aber, wie es in Fig. 1 zu sehen ist, gelangt das einseitig abgetragene Parapodium nur sehr langsam und allmählich zur Ausbildung, so daß es selbst in einem etwas fortgeschritteneren Regenerationsstadium nicht stärker entwickelt erscheint, als die benachbarten Parapodienanlagen des Regenerationskegels.

Ein einseitiges Abtragen des Parapodiums (durch einen schiefen Schnitt durch den ganzen Wurmkörper) verursacht sehr oft eine gewisse, aber nur temporäre Asymmetrie in der Ausbildung der Bestandteile des Regenerationskegels, und zwar sind gewöhnlich die Analcirren, Analhöcker und Parapodien an der entgegengesetzten Seite des Regenerationskegels etwas stärker entwickelt, was man damit erklären kann, daß der Zufluß der Ernährungssäfte an dieser Seite nicht zur Reparation des Parapodiums verbraucht wird. Wir finden z. B. in Fig. 14, daß die vordersten Parapodienanlagen des Regenerationskegels an der Seite, wo kein altes Parapodium fehlt, viel größer sind als an der gegenüberliegenden Seite, wo ein entsprechendes Parapodium entfernt wurde. In Fig. 6 sehen wir, daß der rechte Analcirrus und der rechte Analhöcker etwas größer sind als die entsprechenden linken Teile; links war hier aber durch einen schiefen Schnitt durch den ganzen Wurmkörper das entsprechende Parapodium abgetragen, und ist schon in Regeneration begriffen (*pp*). In andern Fällen dagegen kann man solche Verhältnisse nicht beobachten; eine entsprechende Regulation im Zuflusse der Ernährungsflüssigkeiten kommt hier augenscheinlich schon früh zustande, weshalb keine asymmetrische Entwicklung der beiderseitigen Bestandteile des Regenerationskegels zu beobachten ist (vgl. z. B. die Fig. 4). Es muß dabei bemerkt werden, daß manchmal eine gewisse temporäre Ungleichheit in der Entwicklung der beiderseitigen Parapodienanlagen vorkommt (Fig. 15), wenn auch der Schnitt durch den Wurmkörper in ungefähr querer Richtung geführt worden ist.

IV. Die Wundheilung, die Bildung des Hinterendes und des Aftersegmentes samt den Analhöckern und Analcirren.

Da ich die Wundheilung bei der Regeneration anderer Anneliden in meinen vorigen Arbeiten (13, 14) näher beschrieben habe und da der Verlauf derselben bei *Nereis* ein sehr ähnlicher ist, werde ich hier die betreffenden Verhältnisse nur kurz betrachten.

Als eine Reaktion gegen die ausgeführte Operation erfolgt zuerst

eine Tendenz zum provisorischen Wundverschlusse, vor allem aber zur möglichst baldigen Verengung der Wundöffnung und Abgrenzung der Leibeshöhle von der Außenwelt. Zu diesem Zweck dienen folgende, unmittelbar nach dem ausgeführten Querschnitt erscheinende Veränderungen: 1) Die circulären Muskeln der Leibeswand ziehen sich an der Schnittfläche reflectorisch sehr stark zusammen, wobei, wenn der Schnitt unmittelbar hinter den Parapodien des betreffenden Segmentes durchgeführt worden ist, die beiden Parapodien sich nach hinten richten und sich mit ihren langen Achsen mehr oder weniger parallel zur Hauptachse des Körpers stellen; in dieser Richtung bleiben sie ziemlich lange, selbst wenn schon die Anlage eines kleinen Regenerationskegels zum Vorschein kommt. Es ist selbstverständlich, daß eine solche Lage der Parapodien zur Verengung und schnelleren Heilung der Wunde in hohem Maße beitragen muß. In Fig. 27 sehen wir diese Stellung der Parapodien an der Wunde bei Individuen 24 Stunden nach der Operation. In Fig. 7 sieht man schon die Analhöcker und die Analcirren des künftigen Regenerationskegels zwischen den nach hinten gerichteten Parapodien des letzten Paares. Bei andern von mir früher untersuchten Polychäten (*Amphiglene*, *Nerine cirratulus*) habe ich eine solche Erscheinung nicht gesehen. 2) Der durchschnittene Darm ragt ein wenig nach außen heraus und stülpt sich etwas an der Wundfläche um, wobei infolge der gleichzeitigen, oben erwähnten Kontraktion der Leibeswand der ringförmige Schlitz zwischen dem Darmrande und der Körperwand sehr eng wird. Bei andern von mir untersuchten Polychäten, besonders bei *Amphiglene mediterranea* und *Nerine cirratulus*, erfolgt diese Umstülpung des Darmes an der Wundfläche in viel bedeutenderem Maße, so daß es hier zur Bildung eines entodermalen Schildchens kommt, in dessen Mitte die primäre Afteröffnung liegt, und erst später stülpt sich das Schildchen samt einem kleinen Teile des umgebenden Ectoderms ein, mit welchem der Rand des Schildchens zusammengewachsen ist, weshalb es zur Bildung eines kleinen ectodermalen Proctodäums kommt. Hier, bei *Nereis*, ist diese Umstülpung des überhaupt wenig hervorragenden durchschnittenen Darmes eine sehr geringe, es erfolgt dagegen viel früher und etwas ansehnlicher eine proctodäale Ectodermeinstülpung (Fig. 29) des Wundepithels und ein Zusammenwachsen des entodermalen und ectodermalen Abschnittes der Darmwand. 3) Der Schlitz, welcher eine kurze Zeit zwischen beiden Teilen, d. h. zwischen dem durchschnittenen Darmrande und dem umgebenden Ectoderm vorhanden ist, verschließt sich sehr bald provisorisch durch den Zufluß von Blutkörperchen,

lymphatischen Zellen, besonders aber vieler Zellen, welche sich vom splanchnischen und somatischen Blatte des Peritoneums abtrennen. Während des 2. bis 4. Tages erfolgt die Verengerung und provisorische Verschließung des Schlitzes auf die obige Weise, und gleichzeitig bildet sich aus dem Epithelrande der Wunde ein neues Epithel, welches die Wunde gänzlich bedeckt und bald die erwähnte proctodäale Darmeinstülpung bildet. Am 6. Regenerationstage habe ich gewöhnlich schon den vollständigen Verschluß der Wunde und das kleine Proctodäum gesehen; manchmal blieb die Wunde etwas länger offen. Zur provisorischen Verschließung des obenerwähnten Schlitzes zwischen dem Darmrande und der Leibeswand tragen auch bei geschlechtsreifen Individuen teilweise die Geschlechtsprodukte bei; ein großer Teil derselben fließt nach außen heraus, eine Anzahl Zellen bleibt jedoch drinnen und verstopft zusammen mit andern erwähnten Elementen die Wunde, bis sich das Epithel entwickelt. Das neugebildete Epithel besteht aus einer Schicht cylindrischer Zellen, dessen ovale Kerne mit sehr großen Kernkörperchen versehen sind; bei Eisenhämatoxylinfärbung tingieren sich diese letzteren tief schwarz. Gewöhnlich bleibt rings um das Kernkörperchen ein helleres Feld übrig. Durch diese Eigentümlichkeit, besonders aber durch die ungewöhnliche Größe der Nucleolen, kann man sehr leicht die Ectodermzellen von andern Elementen des Regenerationskegels unterscheiden, was von besonderer Wichtigkeit im etwas späteren Stadium ist, wenn viele ectodermale Zellen sich vom Epithel der Wundfläche abtrennen und unter dasselbe hineindringen, wo sie, wie wir unten sehen werden, eine bedeutende Rolle in der Bildung der Muskulatur und des Peritoneums spielen.

Die Epithelzellen der Wundfläche, wie auch diejenigen des jungen Regenerationskegels überhaupt, sind an ihren basalen Enden verschmälert und zum größten Teil in einen oder in mehrere faserartige Fortsätze ausgezogen, eine Eigentümlichkeit, auf welche schon Michel (10), einer der ersten, die Aufmerksamkeit gelenkt hat, und was ich später und manche andre Forscher auch bei andern Anneliden nachgewiesen haben. Erst in etwas späterem Regenerationsstadium, wenn schon die circulären Muskelfasern unter dem Hautepithel zum Vorschein kommen, verschwinden diese unregelmäßigen Fortsätze an den basalen Enden der Epithelzellen. Die Fortsätze sind z. B. in Fig. 30 abgebildet.

Das erste Produkt des Wundflächenepithels sind zwei Analhöcker, d. h. besondere höckerige Verdickungen am Ende des Wurmkörpers an der ventralen Seite desselben unterhalb der Analöffnung. Wir

haben schon oben gesehen, welche Mannigfaltigkeit im Vorkommen dieser Analhöcker in den frühesten Regenerationsstadien zu beobachten ist. Die beiden Höcker erreichen bei verschiedenen Individuen in der ersten Zeit ihrer Erscheinung eine verschiedene Größe, sind mehr verlängert oder verbreitert, umgrenzen in seltenen Fällen die Analöffnung nicht nur von der ventralen Seite, sondern gleichzeitig auch lateralwärts und tragen die zwei erwähnten Analcirren, welche in topographischer Hinsicht gleicherweise manche Verschiedenheiten in den frühesten Entwicklungsstadien zeigen, wie es aus den Fig. 10, 16—18 zu ersehen ist.

Die Bildung der Analhöcker beginnt damit, daß an der Ventralseite der Wundfläche das Epithel höher wird und stellenweise kleinere Zellen liefert, die eine tiefere Schicht bilden, welche bald der circulären Muskulatur der Leibeswand im Bereiche der Analhöcker den Anfang geben. Die äußere cylindrische Zellenschicht des Epithels der Analhöcker unterliegt speziellen Veränderungen, und zwar werden die Zellen sehr hoch, an der Basis breiter, an den auswärts gerichteten Enden viel schmäler, und was besonders interessant ist, sie stehen nicht dicht nebeneinander, sondern in einer gewissen Entfernung. Manche dieser Zellen sind an der Basis so stark verdickt, daß sie im ganzen eine kolbenförmige Gestalt annehmen (Fig. 36, 41), wobei der Kern basal liegt; oft sind sie so hoch, daß der lange Körper der Zelle wie geknickt erscheint, oder richtiger einen etwas geschlängelten Verlauf aufweist. Hier und da sieht man zwischen diesen hohen Zellen eine bei Eisenhämatoxylin- und Orangefärbung tief rötlich-orange sich tingierende, zähe Masse; ich kann nicht mit Bestimmtheit sagen, was diese Substanz bedeutet; ich meine aber, daß sie ein Secret einzelliger Drüsen darstellt, die zwischen den gewöhnlichen, oben erwähnten hohen Zellen zerstreut sind[1]. Die ganze Gegend des Epithels erreicht somit sehr schnell den Bau, welcher dem Epithel der Analhöcker bei normalen Nereiden eigentümlich ist; mit der näheren Betrachtung der Struktur dieser etwas rätselhaften Bildungen kann ich mich hier nicht beschäftigen. Die beiden Analhöcker, die anfangs fast flach sind, werden bald etwas buckelig nach außen ausgestülpt, und infolgedessen vergrößert sich stark die Höhle derselben, welche die hinterste Abteilung der Leibeshöhle des Regenerationskegels darstellt. In dieser Höhle erscheinen sehr früh Verlängerungen der Blutgefäße,

[1] Iwanow nennt die Analhöcker bei *Nerine* nach dem Beispiele von Claparède »Saugnapf« und bezeichnet dieselben als »aus großen Schleimzellen der Haut« bestehend.

worüber unten die Rede sein wird, und außerdem viele mesodermale Elemente, die hauptsächlich Produkte der beiden peritonealen Schichten, sowohl der splanchnischen wie auch der somatischen des alten Wurmkörpers darstellen.

In Fig. 34 u. 35 sehen wir in der Leibeshöhle des Analsegmentes, in welchem unter dem Hautepithel schon die circuläre Muskelschicht entwickelt ist, eine Anzahl lose liegender Zellen vom mesenchymatischen Charakter; dieselben sind teils spindelförmig, teils verästelt, manche so plasmaarm, daß der Kern wie vollkommen nackt erscheint. Es ist sehr interessant, daß bei einer in dieser Hinsicht gelungenen Eisenhämatoxylin- und Orange-Färbung das Plasma des Haut- und des Darmepithels einen blauen Ton besitzt, dasjenige der erwähnten mesenchymatischen Elemente eine gelbliche Färbung zeigt, was darauf hinzuweisen scheint, daß das letztere weniger verdichtet ist als das erstere. Diese Tatsache hat für uns einen großen Wert, da es deshalb leicht ist, nicht nur der Form nach, sondern an vielen Präparaten auch der Färbung nach die mesenchymatischen Elemente von denjenigen ectodermalen Ursprunges zu unterscheiden. Wir konnten nun konstatieren, daß das erwähnte mesenchymatische Gewebe, wie erwähnt, hauptsächlich von den peritonealen Schichten des alten Wurmkörpers stammt.

Wir bitten den Leser die Fig. 29 u. 30 näher betrachten zu wollen. In Fig. 29 haben wir einen Teil des horizontalen Längsschnittes durch die hinterste Körpergegend eines vor 7 Tagen operierten Wurmes vor uns. Die Parapodien des letzten Paares sind nach hinten gerichtet, und zwischen denselben sieht man die neugebildete Afteröffnung. Die Wand des hintersten Darmabschnittes hat einen proctodäalen (ectodermalen) Ursprung, worauf der histologische Charakter des Epithels hinweist, wie wir es bei stärkerer Vergrößerung leicht konstatieren können. So sehen wir z. B. in Fig. 30, welche einen linken Teil des dem Schnitte Fig. 29 nächstliegenden Schnittes bei einer viel stärkeren Vergrößerung darstellt, daß das proctodäale Epithel ganz denselben Charakter besitzt wie das Hautepithel (Kerne mit großen Kernkörperchen, von einem ganz hellen Feld umgeben, und reich an Chromatinkörnchen), unterscheidet sich dagegen deutlich von denjenigen des alten Darmes (viel hellere und chromatinärmere Kerne).

In Fig. 29 sieht man nun deutlich, wie in dem Winkel zwischen dem Darm und der hinteren neugebildeten Leibeswand große Anhäufungen von Zellen liegen, welche die Blutgefäße umgeben und in direktem Zusammenhange mit der splanchnischen und somatischen

Peritonealschicht sind. In Fig. 30 ist ein Teil eines nächstfolgenden Schnittes bei stärkerer Vergrößerung dargestellt; wir sehen hier einen kleinen Teil der hinteren neugebildeten Leibeswand und eine Seite der Proctodäaleinstülpung und der alten Darmwand; das mesenchymatische Gewebe, welches hier angehäuft ist, besteht aus blassen (gelblich gefärbten) Zellen von verschiedener Gestalt; manche sind polygonal, die meisten länglich oval, spindelförmig oder sogar sehr stark ausgezogen, noch andre sind mit drei oder mehreren Fortsätzen versehen.

In Fig. 31, welche gleicherweise einen Teil eines horizontalen Schnittes durch den hintersten Körperabschnitt eines 7 Tage sich regenerierenden Individuums (aus einer andern Schnittserie) darstellt, sieht man sehr deutlich, wie sich vom splanchnischen Peritonealblatte viele Zellen abtrennen, eine birn- oder spindelförmige Gestalt annehmen und in die Leibeshöhle des Analsegmentes einwandern. Dasselbe findet auch im somatischen Peritonealblatte statt, von welchem gleicherweise viele Zellen sich abtrennen und in die Leibeshöhle eintreten. Es ist interessant, daß in manchen dieser mesenchymatischen Zellen der Leibeshöhle caryokinetische Figuren sich vorfinden (s. Fig. 30 links), was darauf hinweist, daß die vom Peritoneum abgetrennten Elemente einer Vermehrung unterliegen. Auf diesem Wege häufen sich viele mesenchymatische Zellen in der Nähe der neugebildeten epithelialen Wand der Wundfläche, und eine Anzahl dieser Zellen dringt natürlich auch in die Höhle der sich ausstülpenden Analhöcker hinein, wie wir es schon oben bemerkt haben.

Wir haben schon gesehen, daß die Epithelwand der Analhöcker aus sehr hohen cylindrischen Zellen besteht; die beiden Analhöcker sind durch eine tiefe Furche voneinander abgegrenzt. Zu beiden Seiten der Medianlinie, wo diese Furche verläuft, erreichen die Epithelzellen ihre größte Höhe, lateralwärts werden sie dagegen niedriger und unterscheiden sich nicht von Epithelzellen an andern Stellen der neugebildeten Wand der Wundfläche, z. B. in der mehr dorsalen Seite derselben. Hier, in den lateralen Teilen der Analhöcker, entsteht nun sehr früh jederseits eine kleine Ausstülpung der Epithelwand; es entsteht ein kleiner hohler Fortsatz, in welchen die Leibeshöhle samt den mesenchymatischen Elementen sich fortsetzt, die die innere Fläche des Epithels auskleiden. Der kleine, zuerst kegelförmige Fortsatz bildet jederseits die erste Spur des Analcirrus, welcher immer länger wird, bis er die normale Länge erreicht. Die Analcirren sind also Produkte der Analhöcker. Die Analhöcker samt dem oberhalb derselben

sich befindenden Proctodäum und der dieses letztere dorsalwärts begrenzenden Leibeswand — bilden das Aftersegment des künftigen Regenerationskegels, oder, anders gesagt, der Regenerationskegel erscheint in seinem ersten Auftreten als ein kleiner Stummel in der Mitte der Wundfläche, mit der Afteröffnung im Centrum, und bildet zuerst nur das künftige Aftersegment. Die Wand des Aftersegments besteht aus einer Schicht Epithels und aus einer tieferen Schicht Ectodermzellen, welche hier die circuläre Muskulatur der Leibeswand liefern. Die geräumige Leibeshöhle des Analsegments enthält zahlreiche mesenchymatische Elemente, die, wie wir oben gesehen haben, hauptsächlich Produkte der beiden Schichten des Peritoneums darstellen. Nach der Bildung des Aftersegmentes beginnt ein sehr reger Prozeß der weiteren Regeneration, der zur Ausbildung des eigentlichen, segmentierten Regenerationskegels samt allen ihm eigentümlichen Organen führt.

V. Die Ausbildung des Regenerationskegels und die Rolle der regenerativen Bildungszone, die vor dem Analsegment erscheint.

Indem ich zur Darstellung der diesbezüglichen Untersuchungen, sowie (im nächsten Kapitel) derjenigen über die Entwicklung der Muskulatur und des Nervensystems übergehe, muß ich zuerst manche Anschauungen andrer Autoren betrachten, welche innigst mit den zu erörternden Fragen verknüpft sind. Es kommen hier in Betracht die Arbeiten von Michel (11), E. Schultz (17) und von mir (13) über *Amphiglene* und *Nerine* und endlich von Iwanow (7). Daß das Analsegment sich zuerst herausbildet, daß, indem der Regenerationskegel heranwächst, das Analsegment sich immer mehr nach hinten verschiebt, daß das neue Gewebe in der Richtung von hinten nach vorn immer zunimmt, d. h. daß unmittelbar vor dem Analsegment die Bildungsstätten desselben sich befinden und endlich, daß die weitere Differenzierung der regenerativen Gewebe in der Richtung von vorn nach hinten, d. h. von der Gegend, wo sie älter sind zu derjenigen, wo sie jünger sind, fortschreitet — das scheint nach allen Untersuchungen keinem Zweifel zu unterliegen, und dasselbe kann ich auch bei *Nereis* bestätigen. Daß der Bauchnervenstrang ein Produkt des Ectoderms der ventralen Wand des Regenerationskegels darstellt, unterliegt auch keinem Zweifel, da alle diesbezüglichen Untersuchungen durchaus übereinstimmend sind. Auch darin existiert eine Übereinstimmung, daß das Ectoderm eine Hauptrolle in der Bildung der Muskulatur des Regenerationskegels spielt. Strittig aber sind folgende wichtige Punkte: 1) Nimmt das alte Nervensystem einen gewissen Anteil an der Bildung des neuen?

2) Nimmt die alte Muskulatur einen gewissen Anteil an der Bildung der neuen, oder ist die Muskulatur des Hinterregenerates ausschließlich ein Produkt des Ectoderms? 3) Entwickelt sich die ganze Muskulatur des Regenerationskegels aus derselben ectodermalen Anlage, oder existieren mehrere ectodermale Anlagen zur Bildung der verschiedenen Teile der Muskulatur, vor allem ob die circuläre Muskulatur der Leibeswand, die longitudinale Muskulatur derselben und die Muskeln der Scheidewände (Septa) aus derselben Anlage den Anfang nehmen, oder sich aus lokal ganz differenten und bestimmten Quellen entwickeln? 4) Entsteht das Peritoneum des Regenerationskegels, d. h. das splanchnische und somatische Blatt desselben, wie auch die peritoneale Wand der Scheidewände aus der gleichen Quelle wie die Muskulatur, d. h. aus dem Ectoderm, oder entwickelt es sich aus dem alten Peritoneum, oder hat es endlich einen gemischten ectodermal-mesodermalen Ursprung?

Die Frage der Entstehung des Nervensystems beiseite lassend, betrachten wir zuerst die verschiedenen Meinungen über die Quelle der Muskulatur und des Peritoneums.

Michel fand im Hinterregenerate mehrerer Polychäten, daß aus der ectodermalen Ventralwand des Regenerationskegels viele Zellen sich abtrennen, welche einer Art Mesodermstreifens den Anfang geben (bande germinal). Aus den Derivaten dieses Mesodermstreifens, welcher also den wandernden ectodermalen Zellen seinen Ursprung verdankt, bilden sich: das ganze Peritoneum, die Scheidewände und die ventralen Längsmuskelstränge der Leibeswand, während die dorsalen selbständig aus dem Ectoderm der dorsalen Wand des Regenerates in situ den Anfang nehmen. Nach Iwanow (7), der in dieser Hinsicht die Schultzschen Beobachtungen (bei *Harmothoe*, *Phyllodoce* und *Nephthys*) bestätigt, entstehen aus dem verdickten Bauchepithel des Regenerates (bei *Nerine cirratulus*) und sogar »aus ebensolchen Zellen, aus welchen der neue Bauchstamm gebildet wird, alle Quermuskeln des Wurmkörpers, sowie ein ziemlich mächtiges Längsmuskelbündel, welches sich über dem Nervensystem dahinzieht«. Bei *Nerine* erreichen diese Muskel eine starke Entwicklung; Iwanow versteht unter den »Quermuskeln« diejenigen Bündel, welche in vertikaler Richtung vom Bauchnervenstamm nach der dorsalen Körperwand verlaufen, und diejenigen, welche sich in horizontaler und schief-horizontaler Richtung zu den ventralen bzw. dorsalen Parapodien ziehen. Iwanow behauptet, daß alle diese Muskeln aus den Zellen des verdickten Epithels gebildet werden, welche »nach Absonderung der Bauchstamm-

anlage zu beiden Seiten dieser letzteren in Gestalt unregelmäßiger Anhäufungen übrig bleiben und fortfahren sich zu vermehren und zu differenzieren«. Der russische Forscher leitet also die »Quermuskulatur« im Hinterregenerat der *Nerine*, welche die hier gänzlich fehlen[1] sollende (nach IWANOW) Ringmuskulatur der Körperwand »in Beziehung auf seine Funktion ersetzt«, von Anhäufungen der Ectodermzellen ab, die sich zu beiden Seiten des Bauchnervenstammes abtrennen. Diese Beobachtung von IWANOW, welche er übrigens weder näher beschreibt, noch durch überzeugende Abbildungen zu beweisen sucht, ist nicht vollkommen richtig, denn erstens existiert an manchen Stellen des Regenerationskegels bei *Nerine* eine ganz gut ausgesprochene circuläre Muskulatur der Leibeswand, welche bei Eisenhämatoxylinfärbung ganz deutlich zu sehen ist, welche ich z. B. in meinen Fig. 32, 33 und 34 bei *Nerine cirratulus* abgebildet habe (Diese Zeitschrift Bd. LXXIX, Taf. XV), und über deren Existenz ich mich neulich durch wiederholte Untersuchung meiner früheren Präparate überzeugt habe, zweitens sind die Zellwucherungen des Ectoderms beiderseits des Bauchnervenstammes zwar zur Bildung der Muskulatur bestimmt, aber keineswegs zur Bildung der circulären Muskulatur der Körperwand, welche sich in situ aus tiefer unter das Epithel einwandernden Ectodermzellen bildet, und drittens entwickelt sich die Muskulatur der Parapodien aus Ectodermzellen, welche mehr lateralwärts als Wucherungen des Ectoderms in der Gegend der künftigen Parapodien entstehen.

Während nun »unter« dem »Saugnapf« (Analhöcker nach meiner Terminologie), »d. h. in dem ventralen Teil des Regenerates, das centrale Nervensystem und die Quermuskulatur angelegt wird«, »entstehen dagegen neben dem Saugnapf, und zwar im Epithel der Seitenwandungen des Regenerates, die Keimzellen der Anlage des Peritoneums, sowie der Längsmuskulatur der Körperwand« (IWANOW). Die Entstehung dieser Keimzellen beschreibt IWANOW folgendermaßen: Seitlich, unmittelbar neben dem Saugnapf, vermehren und vergrößern sich die Epithelzellen, indem viele derselben aus dem Epithel heraustreten und in die Höhlung des »Saugnapfes« wandern, wobei sie bis zu der Analöffnung, d. h. bis zur Hinterwand des Regenerates, gelangen, zum Teil jedoch verbleiben sie am Ort ihres Austrittes aus dem Ectoderm, »so daß auf der ganzen Ausdehnung zwischen allen diesen Punkten

[1] IWANOW stützt sich in dieser Hinsicht auf Beobachtungen von C. ATTEMS, welcher gleichfalls bei *Nerine* die stellenweise vorhandenen circulären Muskelfasern unter dem Epithel nicht bemerkt hat.

eine beträchtliche Anhäufung solcher Zellen entsteht«. Die Zellen dieser Anhäufung vermehren sich intensiv, und als die ersten Produkte ihrer Differenzierung erscheinen die paarigen vertikalen Scheidewände, welche nur die peritonealen Beläge der künftigen definitiven Dissepimente darstellen; ein Teil der Zellen der erwähnten Anhäufungen »legen sich in ziemlich beträchtlicher Anzahl den ventrolateralen Wänden des Regenerates an und differenzieren sich darauf hier in zwei Schichten«: eine innere, welche aus flachen, den Zellen junger Dissepimente sehr ähnlichen Zellen besteht und den späteren peritonealen Belag der ventralen und lateralen Körperwand bilden, und eine äußere Schicht, welche dem Körperepithel unmittelbar anliegt, aus mehr runden Zellen besteht und den longitudinalen ventralen Muskeln den Anfang gibt. Ein Teil der großen »Keimzellen« ectodermalen Ursprunges, welcher sich nach seinem Eintritt in die Leibeshöhle nach der Analöffnung begeben hat, umgeht auf beiden Seiten den analen Abschnitt des Darmes und bildet auf der dorsalen Seite des Regenerates auf ganz ähnliche Weise die dorsale Längsmuskulatur und das dieselbe bedeckende Peritoneum. Nach IWANOW entsteht also das ganze Peritoneum und die ganze longitudinale Muskulatur aus einer und derselben Anlage, nämlich aus den Anhäufungen von »Keimzellen« ectodermalen Ursprunges. Die septalen Muskeln leitet IWANOW nach dem Beispiele von SCHULTZ vom Ectoderm ab, und zwar stellt er die Sache auf Fig. 6 so dar, daß in jedes Septum, welches bisher nur aus peritonealem Belag besteht, vom Epithel der Haut Zellen in situ hineindringen, welche die Muskeln der künftigen Dissepimente bilden sollen. Diese »in das Dissepiment hereinwachsenden Muskeln« zählt IWANOW zu derselben Kategorie wie die »Quermuskeln«. »Gleichzeitig mit den Quermuskeln . . . legen sich in den Kopf- und Rumpfsegmenten Muskeln der Dissepimente an«.

IWANOW beschreibt alle diese höchst wichtigen Prozesse äußerst kurz, er gibt keine schlagenden Beweise, daß wirklich alles, was im Regenerationskegel peritoneale und muskulöse Bildungen darstellt, dem Ectoderm seinen Ursprung verdankt. Weder IWANOW, noch seine beiden Vorgänger, MICHEL und SCHULTZ, berichten uns darüber, was mit den zahlreichen Elementen wird, welche sich vom alten Peritoneum abtrennen und in die Leibeshöhle des Regenerates hineintreten; die stark schematischen Abbildungen in der Arbeit von SCHULTZ lassen uns annehmen, daß dieser verdienstvolle Forscher sich den verwickelten Vorgang der Polychätenregeneration überhaupt etwas schematisch vorstellt, und IWANOW scheint ihm in dieser Hinsicht zu folgen.

Daß die Produkte des alten Peritoneums eine nicht unwichtige Rolle in den Regenerationsprozessen spielen, das habe ich schon in meiner früheren Polychätenarbeit nachgewiesen (1905), und dasselbe kann ich auch auf Grund meiner Untersuchungen über die Regeneration von *Nereis* bestätigen, was schon zum Teil oben hervorgehoben wurde. Im Jahre 1905 kam ich unter anderm zu folgenden Resultaten in betreff des Hinterregenerates bei *Amphiglene* und *Nerine* (die Regeneration des vorderen Körperabschnittes lasse ich hier beiseite): 1) Die circuläre Leibesmuskulatur entwickelt sich aus dem Ectoderm des Regenerationskegels, und zwar aus einer tieferen Schicht desselben. 2) Das Cölomgewebe, welches anfangs als lockeres Gewebe die Leibeshöhle ausfüllt, stammt teilweise vom alten mesodermalen Gewebe, und zwar vom alten Peritoneum, größtenteils aber entwickelt es sich aus dem regenerierten Ectoderm, von welchem viele Zellen, hauptsächlich an der Bauchseite und an der ventrolateralen Seite des Körpers, sich abtrennen und in die Leibeshöhle treten. Zur Bildung der Scheidewände dienen hauptsächlich ectodermale Elemente, die in Querreihen von ihren Mutterstätten sich ablösen, wobei die am meisten energische Proliferationsstelle dieser Elemente unmittelbar vor dem Analsegment sich befindet. 3) Das Bauchmark regeneriert sich vom Ectoderm des Regenerationskegels aus, wobei eine energische Zellenproliferation des Ectoderms unmittelbar vor dem Analsegment liegt; vom alten Bauchmark wachsen höchstens nur einzelne Nervenfasern in das neue hinein. 4) Im innigen Zusammenhang mit dem Bauchmark entwickeln sich aus dem Ectoderm seitliche Muskelanlagen, die die ventrale longitudinale Muskulatur der Körperwand liefern; bevor sie sich aber vom Bauchmark trennen und differenzieren, bilden sie im hintersten Teil des Regenerationskegels Anlagen, welche auf die dorsale Seite übergehen und die dorsolongitudinale Muskulatur liefern.

Zwischen diesen meinen Resultaten und denjenigen von SCHULTZ und IWANOW herrscht darin eine Übereinstimmung, daß wir alle sowohl, wie auch MICHEL, das ganze Muskelsystem der Leibeswand und der Dissepimente des Regenerationskegels vom Ectoderm herleiten. Es liegt auch darin eine Übereinstimmung, daß wir der circulären Leibeswandmuskulatur eine andre ectodermale Ursprungsquelle zuschreiben als der longitudinalen Muskulatur der Körperwand. Daneben existieren aber folgende nicht unwichtige Differenzen, und zwar: 1) nach den russischen Forschern, besonders aber nach den Untersuchungen von IWANOW, stammt die circuläre Muskulatur (Quer-

muskulatur) von Zellenanhäufungen, welche beiderseits der Bauchmarkanlage unmittelbar anliegen, nach meinen Untersuchungen dagegen erscheint dieselbe in situ als ein Produkt der tieferen Zellen, welche sich sowohl ventral, wie auch dorsal vom Ectoderm abtrennen. 2) Nach meinen Untersuchungen entwickelt sich die Anlage der longitudinalen Muskulatur in unmittelbarer Nachbarschaft der Bauchmarkanlage, innig mit dieser verbunden, was Iwanow nicht zu beobachten vermochte, der die longitudinalen Muskeln von derselben Quelle wie die peritonealen Beläge des Cöloms herleitete, nämlich von den sogenannten »Keimzellen« ectodermaler Herkunft. 3) Nach meinen Untersuchungen nimmt außer den Elementen ectodermaler Herkunft auch das alte Peritoneum teil an der Bildung des Cölomgewebes, während Iwanow und Schultz nur dem Ectoderm ausschließlich diese Rolle zuschreiben. Neue Untersuchungen, die ich an *Nereis* angestellt habe, überzeugen mich nicht nur von der Richtigkeit meiner vorigen, die *Amphiglene* und *Nerine* betreffenden Beobachtungen, sondern ermöglichen mir auch, dieselben in vielen Hinsichten zu vervollständigen und viel schärfer zu präzisieren.

Ich kehre nun zu meinen Beobachtungen zurück.

Nach der Bildung des Analsegmentes und zum Teil gleichzeitig mit seiner Bildung erscheint unter dem Epithel die circuläre Muskulatur der Leibeswand. Sowohl im Analsegment selbst, wie auch in mehr vorderen Gegenden des immer mehr heranwachsenden Regenerationskegels, mit Ausnahme jedoch der Mittellinie, wo die Bauchnervensystemanlage erscheint und der derselben beiderseits unmittelbar angrenzenden Ectodermalverdickungen vor dem Analsegment, wo eine rege Zellenproliferation zum speziellen Zweck (Material zur Bildung der longitudinalen Bauchmuskulatur und der peritonealen Elemente samt Dissepimenten) stattfindet, kann man die Bildung der circulären Muskulatur der Leibeswand beobachten, und zwar auf Kosten ectodermaler Zellen, die sich von der äußeren Schicht abtrennen und eine tiefere Lage annehmen. In Fig. 29 ist die circuläre Muskulatur unter dem neugebildeten Epithel noch nicht entwickelt, es befindet sich aber unter diesem letzteren eine große Anzahl mesenchymatischer Elemente, welche mit dem alten Peritoneum, sowohl mit der splanchnischen wie auch mit der somatischen Schicht desselben innigst zusammenhängen und deren Produkte darstellen (vgl. auch die Fig. 30, welche einen kleinen Teil eines demnächst folgenden Schnittes bei stärkerer Vergrößerung darstellt). In Fig. 31, einem Teile des Horizontalschnittes durch das neugebildete Ectoderm ober-

halb der Afteröffnung, 7 Tage nach der Operation, sieht man gleichfalls noch keine muskulösen Elemente unter dem einschichtigen, aber stellenweise schon tiefer liegende Zellen enthaltenden Epithel der Wunde; eine große Anzahl mesenchymatischer Elemente peritonealen Ursprunges sieht man auch hier unter dem Epithel.

Wenn die Analhöcker zur Ausbildung gelangen, tritt bald auch die circuläre Muskulatur unter dem Epithel desselben hervor. In Fig. 34, die einen Längsschnitt (Sagittalschnittt) durch den Wurmkörper 13 Tage nach der Operation darstellt, sieht man die circulären Muskeln unter dem Epithel des Analhöckers; vor diesem letzteren, wo eine rege Zellenbildung (Bildung der sogenannten Keimzellen IWANOWS) im Epithel stattfindet, ist eine Unterbrechung in der Ausbildung dieser Muskulatur vorhanden. In Fig. 38, die einen ventralen Teil des Querschnittes durch denjenigen Abschnitt des Regenerationskegels darstellt, der direkt vor dem Analsegment liegt, finden wir die circuläre Muskulatur gut ausgebildet, aber unterbrochen in der Mittellinie, wo das Bauchnervensystem sich bildet und beiderseits desselben, wo die ectodermalen Keimstätten der longitudinalen Muskulatur und der Elemente der neuen peritonealen Bildungen (des Cölomgewebes) sich finden. Betrachten wir einen Teil der Leibeswand vom Regenerationskegel eines jungen Stadiums bei stärkerer Vergrößerung (Fig. 33) im Querschnitte. Wir finden im Ectoderm, unter der äußeren Schicht cylindrischer Zellen, welche mit einem cuticularen Saume versehen sind, tiefer liegende, teilweise ganz freie, teilweise mit der äußeren Schicht noch zusammenhängende, und zwar keilförmig zwischen benachbarte Zellen eindringende Elemente, welche Bildungszellen der circulären Muskelfasern darstellen; man sieht nämlich manche dieser ectodermalen Zellen von birnförmiger Gestalt an dem distalen Ende verdickt, am basalen verengt und hier mit einer sarcoplasmatischen Schicht zusammenhängend, in welcher circuläre Muskelfasern bei Eisenhämatoxylinfärbung durch ihre tief schwarze Tinktion sehr deutlich hervortreten.

Bevor wir zur Bildung der longitudinalen Muskulatur und des Cölomgewebes übergehen, müssen wir bemerken, daß das Analsegment sehr früh von der mehr vorderen Körperpartie vermittels starker Muskelfasern teilweise abgegrenzt wird; diese Muskelfasern dienen zur Befestigung des Hinterdarmes an die Leibeswand und verlaufen in mehr oder weniger radiärer Richtung. Auch diese so früh, und zwar gleichzeitig mit den circulären erscheinenden Muskelfasern sind Produkte der Ectodermzellen, welche hier in situ in größerer Anzahl vom Epithel

sich abtrennen, tiefer in die Leibeshöhle hineindringen und den erwähnten Muskelfasern den Anfang geben zu der Zeit, wo noch keine Spur von Muskelfasern in den Anlagen der Scheidewände (Dissepimente) zu sehen ist. Diese das Analsegment von vorn abgrenzenden Muskeln sieht man z. B. in Fig. 36 im Sagittalschnitte sowohl an der ventralen wie auch auf der dorsalen Seite des Körpers. In einem noch früheren Stadium findet man dieselben in Fig. 34 u. 35. An Querschnitten, unmittelbar vor dem Analsegment oder, richtiger gesagt, an der vorderen Grenze desselben, finden wir eine große Anzahl dieser radiären Muskelfasern, die durch die Leibeshöhle zwischen dem Darm und der Leibeswand, und zwar sowohl an der dorsalen Seite, wie auch in den lateralen Gegenden des Körpers in größerer oder geringerer Entfernung voneinander verlaufen; an der Ventralseite sind sie schwächer entwickelt, und existieren gar nicht längs der Mittellinie, wo das Bauchmark liegt und beiderseits dieses letzteren, wo das bald erscheinende Cölomgewebe die paarigen Anhäufungen bildet (vgl. Fig. 37). In Fig. 32 ist ein kleiner Teil desselben Querschnittes wie in Fig. 37 aus der dorsolateralen Körpergegend bei starker Vergrößerung abgebildet; wir sehen hier außer den circulären Muskelfasern die radiären, die zwischen der Leibeswand und der Darmwand verlaufen; man sieht hier, wie die peripheren (distalen) Enden der radiären Muskelfasern die circulären Muskelfasern durchkreuzen und weit zwischen die Epithelzellen hineindringen; man sieht hier auch viele ectodermale Bildungszellen dieser Muskelfasern. —

Wir wissen schon, daß das erste Produkt des eigentlichen Regenerationsprozesses (der Wundverschluß ist noch keine eigentliche Regeneration, sondern eine Heilung der Wunde) das Analsegment ist, welches an der Ventralseite mit den Analhöckern und Analcirren versehen ist und seine eigne circuläre Muskulatur besitzt; wir wissen weiter, daß das Analsegment sich immer weiter nach hinten verschiebt, in dem Maße, als zwischen ihm und dem alten Körperabschnitt immer neue Segmentanlagen hervortreten, so daß die jüngsten derselben unmittelbar vor dem Analsegment zu liegen kommen. Das Analsegment ist also das älteste, das präanale Segment das jüngste in dem Regenerationskegel. Aus diesem Verhältnis geht hervor, daß unmittelbar vor dem Analsegment eine Bildungszone liegen muß, welche das Wachstum des Regenerationskegels in ähnlicher Weise wie die präanale Keimzone das Längswachstum des Keimstreifens bei den Crustaceenembryonen, oder das Längswachstum einer Trochophoralarve bedingt.

Bei der embryonalen Entwicklung besteht die Keimzone gewöhnlich aus einer Reihe großer Zellen, welche oft in einer bestimmten Anzahl auftreten; beim Wachstum z. B. des Keimstreifens der Crustaceenembryonen (Isopoden, Amphipoden, Schizopoden, Decapoden) finden wir eine Reihe großer Ectoteloblasten und eine Reihe Mesoteloblasten, welche durch reguläre Teilung das Wachstum des Keimstreifens und die Bildung neuer Segmente bedingen. In der Entwicklung der Anneliden finden wir ebenfalls bestimmte, durch ihre Lage, Zahl und Größe charakteristische Elemente der Bildungszone. Bei der Regeneration der Anneliden ist die Bildungszone nicht so scharf differenziert; wir finden hier weder eine Reihe durch ihre Größe besonders sich auszeichnender Ectoteloblasten, noch eine sich bestimmen lassende Zahl von größeren Urmesoteloblasten, die den als Mesodermstreifen zu bezeichnenden Gebilden den Anfang geben.

Die Bildungszone besteht hier aus sechs bis zehn Querreihen von ectodermalen Zellen, welche eine Art Gürtel vor dem Analsegment bilden. Oft hervortretende Mitosen in dieser Zone beweisen eine rege Zellenteilung in derselben. Außerdem zeichnen sich die Zellen der Bildungszone durch ihre etwas größere Höhe von benachbarten Elementen und durch eine größere Verdichtung ihres Plasmas, besonders im ventralen Abschnitt der Zone aus, weshalb bei Eisenhämatoxylinfärbung das Plasma dieser Zellen sich gewöhnlich viel intensiver bläulich tingiert, als das der benachbarten Zellen. Auf Sagittalschnitten kann man deshalb leicht die Bildungszone unterscheiden und ihre Grenze mehr oder weniger bestimmen.

Von besonderem Interesse ist aber die Tatsache, daß vom ersten Auftreten der Bildungszone in derselben lokal zu bestimmende Gegenden auftreten, in welchen durch eine weitere Zellenteilung bestimmte Anlagen erscheinen, mit andern Worten, daß verschiedene Abschnitte der Bildungszone in verschiedener Richtung determiniert sind, so daß im weiteren Verlaufe des Regenerationsprozesses gewissermaßen eine Mosaikarbeit zum Vorschein kommt.

Eine Reihe von Sagittalschnitten und Querschnitten überzeugt uns von der Richtigkeit des oben Ausgesprochenen.

In Fig. 34 und 35 sehen wir zwei Sagittalschnitte derselben Serie durch den hinteren Körperteil eines den 13. April operierten und den 26. Mai fixierten Wurmes. Vor dem Analsegment, dessen Wand aus hohen, bei Eisenhämatoxylin- und Orange-Färbung sich gelblich tingierenden Epithelzellen besteht und mit circulären Muskelfasern versehen ist, sehen wir die Bildungszone des Epithels, welche sehr

stark differenziert ist, und zwar besteht sie aus mehreren Reihen von tief bläulich tingierten, hohen, verhältnismäßig große, rundliche oder ovale Kerne mit stark sich färbenden Kernkörperchen enthaltenden Zellen. Die circuläre Muskelfaserschicht, die hinter und vor der Bildungszone entwickelt ist, wie auch die auf einer kleinen Strecke entwickelte Längsmuskulatur der Körperwand ist (Fig. 34) in der Gegend der Zone unterbrochen, und hier liegt eine Anhäufung von großen, mehr rundlichen Ectodermzellen, welche dieselbe Tinktion aufweisen. Diese von der Bildungszone sich abtrennenden und in die Leibeshöhle hineintretenden Zellen entsprechen denjenigen Elementen, welche IWANOW als »Keimzellen« bezeichnet. Von ihren Bildungsstätten wandern die Zellenanhäufungen in ununterbrochenen Reihen nach vorwärts, wo sie der circulären Muskelschicht der Leibeswand direkt anliegen, wie es die Fig. 34 zeigt; nach hinten dagegen übertragen sie sich gruppenweise; solche Zellengruppen sehen wir im Analsegment Fig. 34; da zu dieser Zeit die obenerwähnten radiären Muskelfasern an der vorderen Grenze des Analsegmentes schon entwickelt sind, dringen diese Zellengruppen teilweise durch Spalten zwischen den Muskelfasern, teilweise durch die Unterbrechung an der ventralen Körperseite, wo diese Muskeln fehlen (vgl. Fig. 37), in die Höhle des Analsegmentes hinein.

An Querschnitten durch die Bildungszone bekommt man viel interessantere Bilder. Man kann in derselben an der Ventralseite neun Regionen unterscheiden, welche in formativer Richtung determiniert sind. In der Mittellinie produziert das Epithel sehr hohe Elemente, welche die Anlagen der Gliazellen des Bauchnervensystems darstellen, oder wenigstens des Mittelstranges desselben, welcher größtenteils zur Bildung der Gliazellen dient; von beiden Seiten dieses Mittelstranges findet eine rege Zellenteilung statt, die zur Bildung der beiden Hälften des Bauchmarkes führt; wie wir unten sehen werden, bilden hier die Zellen des Ectoderms sehr regelmäßig angeordnete Zellensäulchen, so daß man annehmen muß, daß eine jede oberflächlich liegende Ectodermzelle dieser beiden Gegenden durch eine Reihe von Teilungen in vertikaler Richtung ein Zellensäulchen produziert. Lateralwärts von jeder dieser beiden Anlagen findet sich eine Gegend, wo ectodermale Zellenanhäufungen jederseits produziert werden, welche die Anlagen der longitudinalen Muskelfasern der Leibeswand darstellen; diese beiden Anlagen sind sehr innig mit denjenigen des Bauchmarkes verbunden. Lateralwärts von diesen zuletzt erwähnten Anlagen befinden sich Bildungsstätten des cölomatischen Gewebes, die ihrerseits innig mit

den Anlagen für die longitudinale Muskulatur verbunden sind. Am meisten lateral finden wir endlich im Ectoderm Anlagen für die Parapodien. Wir können uns an Querschnitten überzeugen, daß eine Reihe von 20 bis 24 Ectodermzellen sich an der Bildung aller dieser Organanlagen beteiligt. Zur Illustration dieser Verhältnisse mögen die Fig. 38 und 39 dienen, welche Querschnitte durch die Bildungszone von einem natürlichen Regenerationskegel, der in der Fig. 28 abgebildet ist (photographische Aufnahme), darstellen. In Fig. 39, die eine stärkere Vergrößerung darbietet, sehen wir folgendes: In der Mitte einige sehr hohe cylindrische Zellen mit basal liegenden Kernanlagen des Mittelstranges des Bauchmarkes. Beiderseits derselben sieht man die ausgebildete Fasersubstanz der beiden Längsstränge des Bauchmarkes, welchen lateralwärts die Anlagen der Längsmuskulatur dicht anliegen: in denselben sind longitudinale Muskelfasern im Querschnitte zu sehen. Die Entwicklung dieser letzteren, welche ein Produkt je einer stark anwachsenden Zelle sind, werde ich hier nicht beschreiben; ich kann nur bemerken, daß der Entwicklungsgang derselben ganz ähnlich demjenigen ist, welchen ich bei *Amphiglene* und *Nerine* näher beschrieben und abgebildet habe (1905); ich muß nur hinzufügen, daß die sehr interessante Veränderung in der Gestalt der Kerne der muskelbildenden Zellen, welche sich bei *Nerine* schnabelförmig gegen die Muskelfasersubstanz verlängern, bei der *Nereis* bei weitem nicht so deutlich hervortritt. Die ectodermale Zellenanhäufung, welche diese Muskellage jederseits bildet, geht ohne jede Grenze in die äußere Ectodermschicht über, so daß kein Zweifel darüber existieren kann, daß diese Anlage eben ein lokales Produkt des Epithels der Bildungszone selbst ist, und nicht erst ein nachträgliches Produkt der Differenzierung des Cölomgewebes in eine periphere, d. i. eine muskelbildende und eine tiefere, d. h. eine somatische Schicht desselben darstellt, wie es IWANOW (7) annimmt. Dieser Verfasser sagt, daß er niemals bei *Nerine* irgendwelchen Zusammenhang zwischen der Anlage der longitudinalen Muskelfasern und dem Nervensystem gesehen hat. Ich verweise auf die Abbildung bei *Nerine* und *Amphiglene* (Fig. 29 und 30, Taf. XV und Fig. 12, Taf. XVI) in meiner diesbezüglichen Arbeit (1905), wo der Zusammenhang sogar noch eine längere Zeit als bei *Nereis* zu sehen ist. Denselben kann man aber nur an Querschnitten durch die Bildungszone beobachten, da mehr nach vorn, wo wir schon ein älteres Entwicklungsstadium des Regenerationskegels vor uns haben, die beiden Anlagen sich voneinander trennen. Meiner Meinung nach haben weder IWANOW noch vor ihm SCHULTZ und MICHEL die betreffenden Entwick-

lungsstadien des Regenerationskegels an Serien von Querschnitten, besonders durch die Gegend der Bildungszone, genügend untersucht. Wenn man nur Längsschnitte oder nur einzelne Querschnitte betrachtet, kann man leicht zum irrtümlichen Schlusse gelangen, daß die Anlagen der longitudinalen Muskeln an der Bauchseite des Regenerationskegels Produkte der Differenzierung des Cölomgewebes sind, da hier auf einmal sowohl diese Muskeln wie auch die dieselben bedeckende parietale Peritonealschicht zum Vorschein kommen. An Serien von Querschnitten überzeugt man sich aber, daß während hinten, in der Bildungszone die Muskelanlagen noch im innigsten Zusammenhange mit dem Epithel und mit der Bauchmarksanlage sind, werden sie mehr nach vorn ganz frei und bilden hier zwei Zellenstreifen, die dem Bauchmark und dem Ectoderm zwar anliegen, aber schon gänzlich individualisiert erscheinen und von dem somatischen Peritonealblatte bedeckt sind.

Wir haben in Fig. 34 gesehen, daß ein Teil des vom Ectoderm der Bildungszone sich abtrennenden Zellen gruppenweise auch in das Analsegment rückt. Es wandern hier nur Zellen nicht nur des Cölomgewebes, sondern auch der Muskelanlagen; sie wandern von der Ventralseite zu beiden Seiten des Hinterdarmes dorsalwärts, wo die Muskelanlagen zwei dorsale longitudinale Muskelfaserbündel bilden, welche somit zwar etwas später als die ventralen zum Vorschein kommen, aber gleich diesen letzteren in der Richtung von hinten nach vorn wachsen und sich differenzieren, so daß man in mehr vorderen Gegenden eines jungen Regenerationskegels die dorso-longitudinalen Muskelfasern schon beobachten kann, während man mehr nach hinten noch undifferenzierte paarige Zellenanhäufungen beiderseits der Mittellinie des Rückens unter der Leibeswand findet. Die dorsalen paarigen Longitudinalmuskeln sind also Produkte derselben paarigen Anlagen der Bildungszone wie die ventralen. In Fig. 42 sehen wir sowohl die etwas größeren ventralen, wie auch die dorsalen Longitudinalmuskeln unter dem Epithel der Körperwand.

Wir gehen nun zur näheren Betrachtung der Entwicklung des Cölomgewebes über.

Dasselbe entsteht, wie wir schon oben gesagt haben, in zwei Punkten der Bildungszone, die lateralwärts von den Anlagen der longitudinalen Muskulatur liegen, wie es in Fig. 38 und 39 zu sehen ist. Viele Mitosen in diesen Gegenden beweisen, daß hier eine sehr rege Zellteilung stattfindet. Es ist auch interessant, wie schon oben erwähnt wurde, daß das Ectoderm in denjenigen Gegenden der Bildungszone, wo sich die

Anlagen der Muskulatur und des Cölomgewebes befinden, eine intensivere Färbung (bei Eisenhämatoxylintinktion) zeigt, und also ein mehr verdichtetes Zellenplasma besitzt, wie die lateralwärts angrenzenden Partien des Ectoderms. Die sich energisch vermehrenden Zellen dringen unter das Epithel in die Leibeshöhle hinein, wo sie rundliche oder rundlich polygonale, teilweise auch spindelförmige, mehr oder weniger locker liegende Elemente darstellen, deren verhältnismäßig große, rundliche Kerne eine längere Zeit gänzlich denjenigen des Ectoderms ähnlich, und zwar mit großem in einem helleren Felde liegenden Kernkörperchen versehen sind.

Indem die in die Leibeshöhle hineingedrungenen Zellen größtenteils nach vorn (auch teilweise, wie gesagt, nach hinten) wandern, produziert die Bildungszone immer neue Zellenanhäufungen des Cölomgewebes, so daß selbst in älteren Regenerationskegeln, solange das Längswachstum derselben vor sich geht, eine Neubildung ectodermaler Zellen des Cölomgewebes in den erwähnten Gegenden der Bildungszone beobachtet werden kann. Die weitere Differenzierung des Cölomgewebes besteht im allgemeinen darin, daß ein Teil Zellen desselben der Darmwand anliegt und das viscerale Blatt des Peritoneums bildet, ein andrer Teil sich der Leibeswand nähert und das parietale Peritonealblatt bildet, noch andre Zellen produzieren in bestimmten Abständen quere Scheidewände, d. h. Anlagen der Dissepimente, wobei, wie gesagt, diese Differenzierung in bestimmter Richtung fortschreitet, so daß in den vordersten Gegenden des wachsenden Regenerationskegels die Dissepimente am frühesten zur vollen Ausbildung gelangen, hinten aber am längsten undifferenziert bleiben.

Einige wichtige und strittige Punkte in der Art und Weise dieser Differenzierung müssen wir hier näher besprechen.

VI. Die Differenzierung des Cölomgewebes und sein Verhältnis zu den alten Geweben des Wurmes.

Die in die Leibeshöhle eindringenden Cölomgewebszellen nehmen sehr bald eine mehr ovale oder stellenweise sogar eine spindelförmige Gestalt an und färben sich anfangs auf ganz ähnliche Weise wie die Elemente der Bildungszone (bläulich bei Eisenhämatoxylin- und Orange-Färbung); auch ihre Kerne sind mit denjenigen der Ectodermzellen identisch. Sehr bald unterliegen sie aber einer gewissen Veränderung, das Kernkörperchen färbt sich nicht mehr so intensiv und liegt nicht mehr in einem hellen Felde, und die Chromatinkörnchen werden mehr gleichmäßig in der Kernsubstanz verteilt; das Plasma

ist nicht mehr so verdichtet und tingiert sich deshalb heller, mehr oder weniger orangegelblich. Man könnte leicht zur Annahme kommen, daß alles dieses in der Leibeshöhle des Regenerationskegels erscheinende Gewebe vom Ectoderm stammt und ein Produkt der Differenzierung der in diese Höhle von der Bildungszone hineindringenden Zellen darstellt. Bei näherer Betrachtung der Sache zeigt sich aber, daß ein Teil dieses Gewebes dem alten Peritoneum, und zwar hauptsächlich dem visceralen Blatte desselben seinen Ursprung verdankt. Wir haben schon oben die Aufmerksamkeit des Lesers darauf gelenkt, daß die peritonealen Elemente gegen die Wundfläche in größerer Anzahl wandern, und daß, nachdem schon das neue Epithel und sogar die Analhöcker mit Anlagen der Analcirren vorhanden sind und der Darm mit einem kleinen Proctodäum versehen ist, die peritonealen Elemente des alten Darmes sich als anfangs birnförmige, dann spindelförmige oder verästelte Elemente von ihrem Mutterboden ablösen und in die Höhle der Analhöcker und dann in diejenige des weiter wachsenden Regenerationskegels hineindringen, und daß außerdem vom alten parietalen Peritonealblatte eine, obwohl viel geringere, Anzahl Elemente in diese Höhle hineindringt. Ich bitte nochmals den Leser die Fig. 29 und 30, besonders aber die Fig. 31 zu betrachten, welche einen kleinen Teil des Horizontalschnittes durch die neugebildete Hinterwand des Wurmes 7 Tage nach der Operation oberhalb des Hinterdarmes aus einer Stelle zwischen zwei nach hinten gerichteten, alten Parapodien des letzten Paares darstellt.

Was geschieht nun weiter mit diesem Gewebe, wenn vom Ectoderm der Bildungszone eine starke Proliferation des Cölomgewebes hervortritt? Sollte das alte Gewebe zugrunde gehen, so müßten wir irgendwelche Degenerationserscheinungen beobachten. Das habe ich aber niemals gesehen; dagegen fand ich, daß in dem Maße, als von der ventralen Seite des Regenerationskegels immer zahlreichere Elemente des Cölomgewebes ectodermalen Ursprunges hinzukommen, die viel kleineren, blasseren, gelblich sich tingierenden und sehr bald eine spindelförmige und verästelte Form annehmenden Elemente des peritonealen Ursprunges gegen den Darm verdrängt werden und sich allmählich so mit den ectodermalen Elementen mischen, daß es weiter keine Möglichkeit gibt, die beiden Arten von Elementen zu unterscheiden. Ich bin deshalb überzeugt, daß die peritonealen Elemente, also diejenigen des mesodermalen Ursprunges, zur Bildung des Cölomgewebes des Regenerationskegels beitragen, obwohl die weit wichtigste Rolle in dieser Hinsicht die Produkte der Bildungszone spielen. Man könnte

sagen, daß die alten peritonealen Elemente die formative Aktion der ectodermalen Zellenanhäufungen, der sogenannten »Keimzellen«, vervollständigen.

Die Differenzierung des Cölomgewebes beginnt gleich nach seinem Erscheinen, so daß die Anordnung desselben in ein parietales und viscerales Blatt und in eine Reihe von Dissepimentanlagen, die anfangs sehr nahe hintereinander stehen, noch zur Zeit beginnt, wenn die Zellenanhäufungen mit dem Ectoderm der Bildungszone innigst zusammenhängen und wenn noch neue Ectodermzellen sich zu diesen Anhäufungen gesellen. Mehr nach vorn stehen die Scheidewände in immer größerer Entfernung, nach hinten dagegen sind sie, wie erwähnt, zusammengedrängt. Es ist die Angelegenheit besonders wichtig, daß, wenn das Cölomgewebe samt den Scheidewänden nach vorn sich vorschiebt und während diese letzteren noch so wenig ausgebildet sind, daß man in ihnen die Muskelzellen von den Peritoneallagen nicht unterscheiden kann, die circuläre Muskelschicht schon vorhanden ist und das Epithel der Leibeswand vom Cölomgewebe gänzlich abgrenzt. Wir heben diese Tatsache deshalb hervor, weil es aus diesem Grunde selbstverständlich ausgeschlossen ist, daß in die Scheidewände noch sekundär irgendwelche ectodermale Elemente hineintreten sollen, wie es SCHULTZ und IWANOW angenommen haben, nach welchen das Cölomgewebe nur die peritonealen Schichten der Scheidewände, das Epithel aber sekundär noch in situ Muskelelemente derselben produzieren soll, die in die Scheidewände hineinwachsen. Diese Beobachtung kann ich keineswegs bestätigen, ich kann dagegen in dieser Hinsicht meine früheren, an *Amphiglene* und *Nerine* ausgeführten Untersuchungen bestätigen, daß nämlich die schon vorhandenen Scheidewändeanlagen sich in eine äußere Zellenschicht, d. h. Peritonealanlage und in unter derselben liegende Muskelzellen differenzieren. Man kann das am besten an sagittalen Längsschnitten beobachten. So sehen wir z. B. in Fig. 40, daß während links eine Anlage der Scheidewand noch mit dem Ectoderm der Bildungszone zusammenhängt und aus ovalen und spindelförmigen Zellen besteht, welche ohne jede Grenze in diejenigen des Epithels übergehen, mehr nach rechts dagegen, wo die Scheidewände immer älter und mehr differenziert sind, die circulären Muskelfasern schon gut entwickelt erscheinen und die Scheidewände wie auch das parietale Blatt des Peritoneums von dem Ectoderm sehr deutlich abtrennen. In jüngeren Scheidewänden finden wir nun zwei oder drei Zellenschichten, die sich gar nicht voneinander unterscheiden, in älteren dagegen, z. B. in der vierten (von links an) sieht man schon

in der Mitte eine sehr stark spindelförmig ausgezogene Zelle, welche eine künftige Muskelzelle der Scheidewand darstellt, während die peripherischen Zellen Anlagen der künftigen peritonealen Schichten dieser letzteren bilden. In der nächstfolgenden (nach rechts) Scheidewand sehen wir schon in der Mitte eine Muskelfaser und außerdem noch Blutgefäße, welche von dem periintestinalen Blutsinus in die Scheidewände hineinwachsen, worin ich mit Iwanow einig bin.

An Querschnitten durch die Bildungszone sieht man, daß die Zellen des Cölomgewebes jederseits, nachdem sie tiefer in die Leibeshöhle hineindringen, in dreifacher Richtung zu wandern beginnen, und zwar verschiebt sich ein Teil weiter in die Leibeshöhle, während ein andrer lateralwärts rückt, sich unter der circulären Muskelschicht immer weiter vorschiebt und bis an die Dorsalseite des Regenerationskegels gelangt; ein Teil endlich wandert medianwärts, bedeckt die Anlagen der longitudinalen Muskulatur und bildet auch eine Zellenanhäufung unter dem Bauchmark, welche dem unpaaren longitudinalen ventralen Muskelstreifen den Anfang gibt, der sich längs der Medianlinie hinzieht. In Fig. 38 und 39 sieht man die oben erwähnte Verteilung des Cölomgewebes. Diese letztere samt dem, was wir an Längsschnitten gesehen haben, gibt uns eine klare Vorstellung von den topographischen und formativen Verhältnissen des Cölomgewebes.

Wir müssen noch eine Tatsache hervorheben. Wir haben nämlich gesehen, daß dem Cölomgewebe ectodermalen Ursprunges sich eine Anzahl Zellen von dem alten Peritoneum, hauptsächlich vom visceralen Blatte desselben, zugesellt. Da nun das Cölomgewebe sowohl die definitive Auskleidung des Cöloms, wie auch die Muskeln der Dissepimente und den unpaaren longitudinalen Muskelstrang bildet, so besteht die Frage, ob die alten peritonealen Elemente irgendwelche Beteiligung an der Bildung dieser Muskelelemente haben? Wir können diese Frage mit Bestimmtheit negativ beantworten, da erstens, wie oben schon erwähnt wurde, die sich in großer Anzahl ansammelnden Zellen ectodermalen Ursprunges zuerst an der Ventralwand des Regenerates erscheinen und die Elemente peritonealen Ursprunges gegen den Darm verdrängen, und zweitens die ersten Spuren der Muskelelemente in den Scheidewänden ventral in der Nachbarschaft des Bauchmarkes erscheinen, weshalb wir diesen Elementen einen rein ectodermalen Ursprung zuschreiben müssen; ventral liegt auch der unpaare longitudinale Muskelstrang, gleicherweise eine rein ectodermale Bildung.

Eine viel schwierigere Frage ist die, ob die Muskulatur des Darmes von einem ebenfalls rein ectodermalen Ursprung ist, oder ob sie auch

den Elementen des alten Peritoneums ihren Ursprung verdankt. Da das viscerale Blatt des Regenerates teilweise aus den der Bildungszone entspringenden Elementen, teilweise aber aus Zellen, die dem alten Peritoneum entspringen, entsteht, und da die Muskulatur des Darmes sich ihrerseits eben aus diesem Blatt entwickelt, so können wir sagen, daß die Darmmuskulatur sehr wahrscheinlich einen nicht rein ectodermalen, sondern einen gemischten Ursprung hat. Mit Bestimmtheit kann ich aber diese Frage nicht lösen, da überhaupt die Elemente beider Arten in etwas späten Stadien zu unterscheiden unmöglich ist.

VII. Die Neubildung des Bauchmarkes, des Gefäßsystems und der Parapodien.

Diese Fragen werde ich nur kurz behandeln, da ich dem nur wenig Neues hinzufügen kann, was ich schon in meinen früheren Regenerationsstudien mitgeteilt habe. Was zuerst das Bauchmark anbetrifft, so ist es hier, wie bei *Amphiglene* und *Nerine* nach meinen früheren Untersuchungen, ein Produkt des Ectoderms des Regenerates. In der Bildungszone bleibt die Anlage des Bauchmarkes während der ganzen Regenerationszeit im innigsten Zusammenhange mit dem Ectoderm, während mehr nach vorn eine immer deutlichere Grenze zwischen beiden hervortritt; das Längswachstum des Bauchmarkes geht also hauptsächlich von der Bildungszone aus. Vom ersten Augenblick ihrer Erscheinung besteht die Bauchmarkanlage aus dem medianen, aus sehr hohen, cylindrischen, basal sich etwas verästelnden Zellen gebildeten Teil und aus den beiden lateralen Teilen, in welchen eine centrale Fasersubstanz und die Ganglienzellen hervortreten; SCHULTZ und nach ihm IWANOW halten die hohen medialen Zellen ausschließlich für Gliazellen. Ob jedoch aus diesem medianen Zellenstreifen wirklich nur diese letzteren hervorgehen, das halte ich zurzeit noch nicht für vollkommen bewiesen, wie ich es schon in meiner früheren Arbeit hervorgehoben habe. Was die Teilnahme des alten Bauchmarkes an der Bildung des neuen anbelangt, so kann ich hier dasselbe wiederholen, was ich schon auf Grund meiner Untersuchungen über die Regeneration der Enchytraeiden und der Polychätengattungen *Amphiglene* und *Nerine* ausgesprochen habe, und zwar wächst vom alten Bauchmark lediglich eine Anzahl Nervenfasern in das sich neubildende Bauchmark hinein, alle Zellen dieses letzteren stammen dagegen vom Ectoderm des Regenerates ab. In dieser Hinsicht stimmen meine Beobachtungen mit denjenigen andrer Forscher überein.

Wir haben gesehen, daß das Cölomgewebe von seiner Ursprungs-

stelle, d. h. von der Bildungszone, nicht nur nach vorn wandert, sondern daß ein geringer Teil desselben auch nach hinten in das Analsegment eintritt. Es ist nun interessant, daß auch das Nervensystem in gewisser Hinsicht von der Bildungszone aus nicht nur nach vorn wächst, sondern daß es sich auch in das Analsegment verlängert, und zwar erscheinen in den beiden Analhöckern in der Tiefe des Epithels, direkt unter der circulären Muskelschicht, zwei zusammenhängende mächtige faserige Stränge als Verlängerungen der Fasersubstanz des Bauchmarkes, die sogar als Nervenstränge in die Analcirren übergehen. Diesen Zusammenhang der Bauchmarkanlage der Bildungszone mit den faserigen Strängen der Analhöcker beobachtet man nicht nur an Längs- und Querschnitten, sondern auch an jungen Regenerationskegeln bei Totalansicht von der ventralen Seite, wo man den direkten Übergang des durchschimmernden jungen Bauchmarkes in die ventralen Teile der Analhöcker bemerken kann, z. B. in Fig. 23 oder 26. In Fig. 41 sehen wir auf einem Sagittalschnitt den direkten Übergang des Bauchmarkes der Bildungszone in den Analhöcker. Man sieht hier auch, daß manche Zellen des Epithels des Analhöckers in das Bauchmark hineindringen, indem sie sich stark verlängern und keilförmig aus der Epithelschicht heraustreten. Manche Zellen, die schon tiefer liegen, gehen an beiden Enden in lange feine Fasern über. Wir müssen daraus schließen, daß die zelligen Elemente des sich regenerierenden Bauchmarkes nicht nur der Bildungszone, sondern teilweise auch den großen Zellen des Epithels des Analhöckers ihre Entstehung verdanken.

Wir müssen noch hinzufügen, daß in der Bildungszone selbst und etwas vor derselben in den jungen Partien des Regenerates eine sehr regelmäßige Zellenanordnung im Ectoderm in der Gegend des Bauchmarkes zu beobachten ist; und zwar erscheint in der Mitte eine Reihe der oben erwähnten hohen Cylinderzellen, in den seitlichen Partien der Bauchmarkanlage — sehr regelmäßig angeordnete Zellensäulen, wobei die am meisten oberflächlich liegende Zelle einer jeden Säule etwas größer erscheint als die tiefer liegenden und als Mutterzelle oder Neuroblast dieser letzteren gedeutet werden kann. Diese Anordnung haben wir in Fig. 41 abgebildet. Dieselbe sieht man am besten an Sagittalschnitten; sie besteht aber nicht lange, da bald eine mehr unregelmäßige Anordnung der zelligen Elemente im Bauchmark des Regenerates zum Vorschein kommt.

Über die Bildung des Gefäßsystems im Regenerate der Polychäten existieren die Beobachtungen Michels, meine früheren Beobachtungen

an *Amphiglene* und *Nerine* und die in mancher Hinsicht ausführführlicheren Untersuchungen IWANOWS an *Nerine*.

Nach MICHEL verdankt das Gefäßsystem des Regenerates seine Entstehung dem mesenchymatischen Gewebe ectodermalen Ursprunges. IWANOW, der beim *Lumbriculus* eine Teilnahme »des ectodermalen Mesenchyms« an der Bildung des Gefäßsystems deshalb für wenig wahrscheinlich hält, weil die Gefäßzellen schon im Stadium auftreten, wo das Ectoderm sich erst zu differenzieren beginnt, nimmt dagegen bei den Polychäten einen rein ectodermalen Ursprung des Gefäßsystems an. Er behauptet nämlich, daß die erste Spur des Gefäßsystems im Regenerat als ein Sinus periintestinalis hervortritt, der sich zwischen der Darmwand und der Splanchnopleura befindet, welche er, wie wir wissen, für eine rein ectodermale Bildung (Produkt der »Keimzellen«) hält. Infolgedessen, daß in den Seitenteilen des Blutsinus die Splanchnopleura einer Wucherung unterliegt und die Darmwand berührt, wird das Blut nach der Rücken- und Bauchwand des Darmes hinweggedrängt, wo die splanchnopleuralen Elemente den dorsalen und ventralen Blutgefäßstamm bilden.

In meiner Polychätenarbeit von 1905 habe ich gleicherweise hervorgehoben, daß zuerst in dem Regenerat ein ansehnlicher periintestinaler Blutsinus erscheint, was im Einklange mit den Beobachtungen von BÜLOW (3), Miss RANDOLPH (16), MICHEL (11), MAKAROFF (9) und IWANOW (7) steht und mit den Abbildungen, welche uns v. WAGNER (19) beim *Lumbriculus* gibt, zu stehen scheint. Die Wand dieses Sinus besteht nun aus Elementen, welche von den Wandungen der alten Gefäße und von der visceralen Schicht des alten Peritoneums abstammen. In der Fig. 7 meiner betreffenden Arbeit (Taf. XIII), wie auch in einigen andern, sieht man den periintestinalen Sinus von einem mesenchymatischen Gewebe begrenzt, noch bevor das neue Cölomgewebe, welches etwas später, und zwar hauptsächlich vom Ectoderm stammt, in der Leibeshöhle erscheint.

Auch bei *Nereis* fand ich, daß sehr früh zwischen dem visceralen Blatte des Peritoneums und der Darmwand ein Blutsinus entsteht. Da aber nach meinen Untersuchungen die Splanchnopleura des Regenerates unter Beteiligung der alten Splanchnopleura zur Entwicklung gelangt, und ich immer eine Kontinuität zwischen den alten Gefäßen der Darmwand und dem erwähnten Sinus des Regenerates beobachtete, schließe ich daraus, daß die Wandungen des Sinus und der direkt von demselben entspringenden Gefäßstämme hauptsächlich, wenn nicht ausschließlich, den alten splanchnopleuralen Elementen ihre Entstehung

verdanken. Ich behaupte das mit desto größerer Wahrscheinlichkeit, weil ich Wucherungen der Gefäße schon in dem Stadium beobachtete, in welchem das Ectoderm des Regenerates noch keine Zellen des Cölomgewebes produziert. So finden wir z. B. in Fig. 31, einem Horizontalschnitte durch den hintersten Körperabschnitt, 7 Tage nach der Operation, ein Gefäß durchgeschnitten, in dessen Wand eine rege Zellproliferation stattfindet. In Fig. 35, wo die »Keimzellen« noch ventral liegen und keine Scheidewändeanlagen gebildet haben, sieht man zwischen der Splanchnopleura und der Darmwand und in der Splanchnopleura selbst Blutgefäße im Gebiete des Analsegmentes und an der Höhe der Bildungszone. Die Wandungen dieser Gefäße stammen somit gewiß von den Elementen der alten Splanchnopleura.

Die Regeneration der Geschlechtsdrüsen wurde bei den Polychäten von IWANOW näher untersucht. Der Verfasser kam in dieser Hinsicht zu sehr interessanten Resultaten, die ich insofern bestätigen kann, als auch nach meinen Beobachtungen bei *Nereis*, wie bei den von IWANOW untersuchten Formen, die Geschlechtsdrüsen des Regenerates ausschließlich von alten Keimdrüsen entspringen, und zwar von entsprechenden Elementen einiger letzteren zunächst liegenden alten Körpersegmente. Wie IWANOW ganz treffend bemerkt, besteht die Geschlechtsdrüse aus dicht aneinander gedrängten Zellen von verschiedener Größe, welche sich durch die mehr oder weniger grokbörnige Struktur ihres Protoplasmas auszeichnen, wobei man bei geschlechtsreifen Individuen alle Übergänge von Urgeschlechtszellen zu den ungeheuren Eizellen, wie auch die verschiedensten Entwicklungsstadien der Samenzellen antreffen kann. Bei ganz geschlechtsreifen Individuen zerreißt das die Gonade umhüllende Peritoneum, und die Geschlechtsprodukte fallen in die Leibeshöhle hinein. Allein, wie IWANOW richtig bemerkt, mögen es nun Hoden oder Eierstöcke sein, so bleibt ein Teil der primären Genitalzellen, und zwar der dem Dissepiment und dem Nephridium zunächst liegende, unverändert und behält nach dem Herausfallen der Geschlechtsprodukte seine Lage innerhalb der Drüse bei, indem er zur nächstfolgenden Neubildung der Geschlechtsprodukte dient. Beim Beginne der Regeneration treten nun die Urgeschlechtszellen aus der Drüse heraus und fangen an, sich längs des ventralen Bauchgefäßes nach dem Hinterende fort zu bewegen; die Zellen wandern entweder einzeln oder in kleinen Häufchen zu beiden Seiten des das Bauchgefäß mit der ventralen Körperwand verbindenden Mesenteriums, oder sie geraten unter das Gefäß und drängen sich beim Hindurchtritt durch das Dissepiment zwischen dem Bauchgefäß und

dem Nervenstamm hindurch in die Höhle des benachbarten Segmentes des Regenerates.

IWANOW behauptet nun weiter, daß die reihen- oder gruppenweise auf der Wanderung begriffenen Geschlechtszellen auf dem ganzen Wege ihrer Fortbewegung von einer zarten Falte des alten Peritoneums bedeckt sind; die Falte bildet einen geschlossenen Schlauch um die Gonadenanlage; er sagt: »Einen derartigen Schlauch kann man bis zu der Genitaldrüse des nächsten alten Segmentes verfolgen, wobei »das die Genitaldrüse mit dem Nephridium umhüllende Peritoneum sich unmittelbar in das Peritoneum des Dissepimentes fortsetzt«. Die Genitaldrüsenanlagen, welche sich nach IWANOW längs des Bauchgefäßes unterhalb des parietalen Blattes des Peritoneums im Regenerate fortbewegen, steigen nun in jedem Dissepiment zwischen den beiden Blättern des Dissepimentperitoneums nach rückwärts, wobei sie das hintere Blatt desselben etwas vorstülpen; an einer bestimmten Stelle des Dissepimentes macht die Genitalzellengruppe Halt, und es entsteht hier eine junge Geschlechtsdrüse von dem Peritoneum bedeckt. IWANOW berichtet uns aber nicht, was endlich mit dem Schlauche geschieht, welcher die ganze Reihe der Geschlechtszellen umhüllt und vom alten Peritoneum als dessen lokale Falte stammt; wenn ich IWANOW recht verstehe, sind nach ihm die neuen Gonaden des Regenerates vom Peritoneum bedeckt, welches neu gebildet und also ectodermalen Ursprunges ist. Wir müssen aber, uns auf die Beobachtungen IWANOWs stützend, annehmen, daß die junge Gonade etwa von einer doppelten peritonealen Schicht bedeckt ist, und zwar: 1) von dem Schlauche, welcher ein Produkt der erwähnten Falte des Peritoneums ist und 2) von einer Ausstülpung der hinteren Wand des entsprechenden Dissepiments des Regenerates. Wenn wir das aber annehmen, so folgt daraus, daß das alte Peritoneum sich an der Bildung des neuen nämlich in derjenigen Gegend des Dissepiments, wo die Gonade liegt, beteiligen muß. IWANOW läßt diesen Punkt unaufgeklärt.

Er bemerkt dabei, daß die Wanderung der Urgeschlechtszellen in das hintere Regenerat auch bei ganz geschlechtsreifen Würmern stattfindet, deren Leibeshöhle dicht mit Geschlechtsprodukten angefüllt ist; allein die Anzahl der Zellen ist hier viel geringer, und dieselben wandern schon nicht mehr reihen- oder gruppenweise, sondern einzeln.

Diese letzte Bemerkung IWANOWs kann ich bestätigen; ich habe nämlich die Regeneration der Nereiden größtenteils während der Geschlechtsreife dieser Würmer untersucht, und da fand ich immer

einzelne junge Geschlechtszellen im Hinterregenerat, aber die Zahl derselben war nicht gering; manchmal sah ich sehr zahlreiche Geschlechtszellen, aber sie waren immer zerstreut oder bildeten ganz unregelmäßige Anhäufungen. Aber auch in denjenigen Fällen, in welchen die Regeneration außerhalb der Geschlechtsreife stattfand, bildeten die Geschlechtszellen zum größten Teil ganz lose Anhäufungen. Sie wanderten aber nicht in so regelmäßigen Wegen, wie es Iwanow bei *Nerine* beobachtete; ich kann sogar sagen, daß diese Zellen viel öfter unter und in dem sich bildenden visceralen Peritoneumblatt der ventralen Darmwand wandern, als unter dem parietalen Blatt der ventralen Körperwand, was Iwanow für den ausschließlichen Durchgangsweg der Geschlechtszellen hält. Was ich aber für besonders wichtig halte, das ist die Tatsache, daß ich sehr oft die jungen Geschlechtszellen, frei durch die Leibeshöhle des Regenerates wandernd, beobachtete, während nach dem von Iwanow bei *Nerine* angenommenen Schema die Wanderung der Geschlechtsdrüsenanlagen immer nur außerhalb des Cöloms, z. B. zwischen dem Parietalblatt und dem Nervenbauchmark oder zwischen den beiden Blättern der Scheidewände stattfinden soll.

In Fig. 40 sehen wir die jungen Geschlechtszellen frei in der sekundären Leibeshöhle zwischen je zwei neugebildeten Scheidewänden liegen, und eine Zelle inmitten des splanchnischen Peritonealblattes. Wir sahen oben, daß besonders das splanchnische Blatt des Regenerates sich unter der Teilnahme des alten Peritoneums entwickelt, und es ist deshalb selbstverständlich, daß einzelne freiliegende junge Geschlechtszellen durch diese peritonealen Elemente mitgerissen werden und in das Regenerat gelangen. Die einzeln oder gruppenweise wandernden Geschlechtszellen, welche frei in der Leibeshöhle liegen, werden, meiner Meinung nach, erst sekundär durch das Peritoneum bedeckt, und geben, indem sie der Hinterwand des Dissepimentes anliegen, hier der jungen Gonade den Anfang. Ich bestreite damit keineswegs die Richtigkeit der Beobachtung Iwanows, welcher die Geschlechtselemente unter dem parietalen Blatt, also außerhalb der sekundären Leibeshöhle, in das Regenerat hineinwandern sah; ich betone nur, daß das bei *Nereis* nicht der ausschließliche Wanderungsweg dieser Elemente ist; sie rücken, besonders wenn sie einzeln oder in losen Gruppen wandern, in verschiedenen Richtungen nach dem Hintersegment und wählen sich verschiedene Wege aus, sowohl zwischen den sich bildenden Blättern des Peritoneums und der Körper- oder Darmwand, wie auch ganz frei durch die Leibeshöhle in der Zeit, wo die Anlagen der Scheidewände sich noch in statu nascendi befinden.

Was die jungen wandernden Geschlechtszellen anbelangt, so sind sie immer leicht zu erkennen, und zwar deshalb, weil ihr Plasma mehr oder weniger grokbörnig erscheint, wobei bei Eisenhämatoxylin- und Orange-Färbung das Plasma sich intensiv orange und die Körnchen sich intensiv schwärzlich tingieren. Die Form der Elemente ist gewöhnlich eine ovale. Ich finde es aber sehr interessant, was IWANOW bei seinen Formen nicht bemerkt hat, daß die jungen Geschlechtszellen auch etwas amöboide Gestalten annehmen und gelegentlich auch spindelförmig oder etwas geschlängelt-bandförmig werden, was mit der aktiven Wanderung dieser Elemente verbunden ist; die sich in ihren Gestalten stärker verändernden Zellen enthalten gewöhnlich viel weniger Körnchen als die mehr ovalen oder rundlichen, welche mehr passiv durch die peritonealen Elemente nach hinten verdrängt werden. In Fig. 40 sehen wir einige Geschlechtszellen von verschiedener Form.

Was die Parapodien anbelangt, so kann ich im allgemeinen alles bestätigen, was ich darüber in meiner vorigen Arbeit über die Polychätenregeneration mitgeteilt habe. Die Anlagen für Parapodien erscheinen in der Bildungszone direkt neben den Anlagen für das Cölomgewebe, lateralwärts von denselben. Bei der Bildung der neuen Segmente bleiben jedoch diese Anlagen eine längere Zeit in verborgenem Zustande; das Epithel eines jeden neugebildeten Segmentes enthält nur an einer bestimmten Stelle der Bauchseite, lateralwärts vom Cölomgewebsstreifen, wenn wir uns des Ausdruckes WEISMANNS (20) bedienen, Determinanten für die Bildung der Parapodien, deren erste Spuren gewöhnlich erst in etwas späteren Stadien der Entwicklung der Segmente sichtbar werden.

Wie verschiedenartig die ersten sichtbaren Anlagen der Parapodien sind, und wie different die Größe derselben sich darstellen kann, das haben wir schon oben beschrieben. Die Parapodien der Nereiden bilden jederseits, wie bekannt, einen mächtigen Stamm, der sich distalwärts in zwei Äste teilt, von welchen jeder wieder zweiästig wird und außerdem einen Cirrus an der Basis trägt. Nun, wie wir schon oben bemerkt haben, erscheinen gewöhnlich in der ersten Anlage des Parapodiums einige kleine in einer queren Reihe liegende Höckerchen, welche die ersten sichtbaren Spuren der beiden Cirri und der beiden Äste, und in manchen Fällen sogar die ersten Spuren der beiden sekundären Verästelungen eines jeden Astes darstellen; erst später differenziert sich der basale Stamm des Parapodiums. Die Differenzierung der Bestandteile des Parapodiums schreitet also in der Richtung gegen die Basis desselben fort. Damit steht auch meine frühere Beobachtung

im Einklange, daß die ersten Spuren der distal sitzenden Borsten, und besonders der Borstenfollikelanlagen, noch vor dem Erscheinen der von außen sichtbaren höckerigen parapodialen Ausstülpungen im Ectoderm des Regenerates zum Vorschein kommen.

Was die Entwicklung der Borsten, wie auch der Muskulatur der Borstenfollikel anbelangt, welche letztere auch hier den ectodermalen Zellen, die früh in dem Gebiete der Parapodienanlagen aus dem Epithel heraustreten, ihre Entstehung verdankt, kann ich das bestätigen, was ich schon in meiner früheren, die Regeneration der Polychäten betreffenden Arbeit mitgeteilt habe.

VIII. Theoretische Betrachtungen.

Der ganze Regenerationsvorgang ist meiner Meinung nach eine Reihe von Reaktionen des Organismus auf äußere und innere Reize, die eine Auslösung eines ganzen Systems von latenten Vererbungstendenzen verursachen.

Ich stelle mir den ganzen Vorgang bei den Polychäten auf Grund meiner diesbezüglichen Untersuchungen, besonders bei *Nereis*, folgendermaßen vor:

Der erste äußere Reiz, welcher hier die Verwundung des Körpers darstellt, ruft zwei momentane reflectorische Reaktionen hervor, und zwar: 1) eine sehr starke Kontraktion der circulären Muskulatur der Körperwand und 2) eine Hinausragung, sowie eine geringe (bei *Nerine* und *Amphiglene* viel stärkere) Umstülpung des hintersten durchschnittenen Darmendes. Das sind zwei zweckmäßige Reflexe, welche die Verengung der Wundöffnung zur Folge haben. Der darauffolgende Reiz, welcher teilweise ein äußerer, teilweise schon ein innerer ist, und zwar: a) die Wirkung der Außenwelt, des umgebenden Mediums, auf die noch offene Wunde und b) die starke schon zustandegekommene Kontraktion der Körperwand am Wundrande und die gegenseitige Näherung der beiden peritonealen Blätter, ruft eine weitere Reaktion seitens des Organismus hervor, welche die Lockerung der peritonealen Schichten, die Auswanderung einer Anzahl von Peritonealzellen und eine Wanderung dieser Elemente wie auch lymphatischer Zellen und junger Geschlechtszellen in der Richtung gegen die Wunde bedingt. Somit findet ein provisorischer Wundverschluß statt, aber bald ruft ein weiterer Reiz, und zwar teilweise wieder ein äußerer (die Wirkung des Mediums), teilweise ein innerer (die Wirkung des sich am Wundrande anhäufenden, eingewanderten, oben erwähnten Zellenmaterials) eine starke Proliferation des Epithels

am Wundrande und die Bildung einer Epitheldecke an der Wundfläche hervor.

Sobald nun eine gegenseitige Berührung des am Wundrande neugebildeten Epithels mit dem Epithel des Darmes stattgefunden hat, wirkt sie als ein Reiz auf den Darm, welcher sich, wahrscheinlich wieder am reflectorischen Wege, kontrahiert und somit von der Wundfläche zurücktritt. Die nahe Nachbarschaft des Entoderms ruft eine lokale energischere Proliferation des Ectoderms und die Bildung eines Proctodäums hervor. Dieser Reiz löst eine verborgene erbliche Tendenz des Ectoderms aus, beim Zusammentreten mit dem Entoderm in der Richtung gegen dasselbe zu wachsen, was in den ontogenetischen Prozessen eine Bildung von stomodäalen und proctodäalen Einstülpungen regelmäßig und fast allgemein hervorruft. Daß bloß die nahe Nachbarschaft des Darm- und des Hautepithels eine Proliferation dieses letzteren hervorrufen und somit als ein auslösender Reiz wirken kann, beweist u. a. die interessante Beobachtung meines Schülers, des Herrn Dr. HIRSCHLER, der bei dem Blutegel nach einem etwas schiefen Querschnitte durch das Hinterende des Körpers und somit nach der Verwundung nicht nur des Hinterdarmes, sondern auch eines der beiden nach hinten gerichteten seitlichen Blindausstülpungen des Mitteldarmes, eine zweifache lokale Proliferation des Epithels der Wundfläche und somit eine Bildung nicht nur eines neuen normalen Afters, sondern auch eines kleinen accessorischen Seitenafters erzielte.

Das Vorhandensein des Afters wirkt als ein neuer Reiz auf das umgebende neugebildete Epithel des Wundrandes; und zwar, wie das junge Epithel der Larve im Zusammenhange mit der direkten Nachbarschaft des Afters die paarigen ventralen Verdickungen, d. i. die Analhöcker, bildet, so ruft auch die Nachbarschaft des Afters ein stärkeres Wachstum des neugebildeten jungen, einen embryonalen Charakter besitzenden Epithels an der Ventralseite des Regenerates hervor und bedingt somit die Bildung der charakteristischen Analhöcker samt Analcirren.

Bei der Entwicklung eines Polychätenkörpers aus der Trochophoralarve existiert zuerst das Analsegment und dann entstehen direkt vor demselben immer neue Segmente. Vor dem Analsegment befindet sich also die Bildungszone für die neuen Segmente, wobei ein jedes Segment von vorn aus den Elementen dieser Bildungszone den Anfang nimmt und somit in einem gewissen Entwicklungsstadium die Fähigkeit besitzt, an seiner Ventralseite in der Mitte die Bauchmarkanlage, lateralwärts von derselben die Anlagen für die

longitudinale Muskulatur und für das Cölomgewebe, sowie an seiner ganzen inneren Oberfläche einzelne tiefere Ectodermzellen für die Bildung der circulären Muskelfasern der Leibeswand und endlich lateralwärts von den Cölomgewebsanlagen die eine längere Zeit latent bleibenden, lokalen Anlagen für die künftigen Parapodien zu produzieren.

Wir sehen also, daß ein junges, embryonales Ectodermepithel, welches direkt vor dem Analsegment liegt, eine starke und in verschiedenen Richtungen bestimmte Proliferationsfähigkeit besitzt, daß die Bildungszone des Embryos in verschiedenen Gegenden determiniert ist, daß sie eine prospektive Potenz besitzt, sich verschiedenartig zu differenzieren und bestimmte Bestandteile des wachsenden Organismus zu bilden. Nun können wir mit großer Wahrscheinlichkeit annehmen, daß das Epithel eines jeden Segmentes die ihm in gewissen Entwicklungsstadien eigentümliche Vererbungstendenz in einem latenten Zustande behalten kann, was als eine zweckmäßige Einrichtung bei der großen Verletzbarkeit der Tiere anzusehen ist und somit auf dem Wege der natürlichen Zuchtwahl zustande gekommen gedacht werden kann.

Die Anwesenheit des Analsegmentes mit der ihm eigentümlichen, sehr charakteristischen Struktur dient, meiner Meinung nach, als ein innerer Reiz, welcher eine energische Proliferation des ihm direkt von vorn anliegenden jungen, neugebildeten und deshalb einen embryonalen Charakter aufweisenden Epithels verursacht, wobei die Auslösung eines ganzen Systems von latenten Vererbungstendenzen zum Ausdruck kommt.

Daß die Prozesse, welche einerseits in der Bildungszone des Regenerates und anderseits in der präanalen Region beim Wachstum der Trochophoralarve hervortreten, auf einen gemeinsamen Typus zurückgeführt werden können, und daß hier und dort sogar eine ganz ähnliche Verteilung der Anlagen in topographischer Hinsicht stattfindet, das scheint mir keinem Zweifel zu unterliegen. Hier und dort bilden ja der mediane Zellenstreifen und die beiderseits mit ihm verbundenen Zellengruppen die Anlagen des Bauchmarkes, und zwar des medianen zur Neurogliabildung dienenden Zellenstreifens und der ganglиösen und faserigen Teile der Bauchganglienkette. Die »Urmesoblasten« der Trochophora, die den beiden Mesodermstreifen, also dem »Cölomgewebe«, den Ursprung geben, entwickeln sich bei *Lopadorhynchus* nach E. MEYER (10) aus dem bereits gut ausgebildeten jungen ectodermalen Epithel der Trochophore, und zeigen eine ganz analoge Lage bei der Larve und im Regenerat, innig hier und dort mit der Anlage für die longitudinale Körpermuskulatur verbunden.

Lateralwärts treten hier und dort etwas später die Anlagen für die Parapodien hervor, wie es schon KLEINENBERG (8) beschrieben und abgebildet hat. Die typischen Urmesodermzellen andrer Polychätenlarven sind nach E. MEYER bei *Lopadorhynchus* durch zwei Zellgruppen ersetzt, die am Hinterende der Bauchplatten in das Ectoderm eingesenkt sind und der Bauchmarkanlage direkt anliegen. Das ist ohne Zweifel eine sekundäre Veränderung des Embryonalprozesses, denn in Fällen, wo bei den Polychäten die typischen Urmesoblasten hervortreten, entwickeln sie sich mehr oder weniger direkt aus den Blastomeren, wie es E. MEYER (10) und später WOLTERECK (18) (1904) nachgewiesen haben. Bei der Regeneration, wo ja keine Blastomeren vorhanden sind, sondern schon ein differenziertes, obgleich einen erblich embryonalen Charakter besitzendes Wundepithel den Mutterboden für weitere Bildungen darstellt, können nur solche Verhältnisse vorhanden sein, wie bei der *Lopadorhynchus*-Larve, wo die typischen Urmesoblasten durch gewisse Zellgruppen ersetzt sind, und wirklich sind die Verhältnisse bei der Polychätenregeneration ganz ähnlich denjenigen, welche bei der *Lopadorhynchns*-Larve von E. MEYER beschrieben worden sind: hier und dort entstehen Zellgruppen, welche den Mesodermstreifen den Anfang geben, als paarige Anlagen in dem schon differenzierten Ectoderm der Larve bzw. des Regenerates.

In dem Epithel der Bildungszone des Regenerates unter dem Einflusse der ähnlichen inneren Reize werden also dieselben schlummernden Vererbungstendenzen zur Auslösung gebracht, die auch in der Keimzone der Trochophoralarve zur Entwicklung gelangen.

Der Verlauf der Regeneration bei den Polychäten stellt also mehr oder weniger eine Wiederholung der ontogenetischen Prozesse dar; eine vollkommene Wiederholung kann es keineswegs sein, da die Bedingungen der Entwicklung in dem einen und in dem andern Falle ganz different sind. Wie bei der Wiederholung mancher phylogenetischer Prozesse in der Ontogenie durch Erscheinungen, die mit den speziellen Bedingungen der ontogenetischen Entwicklung innigst verknüpft sind, vieles verwischt und als Cänogenetisches bezeichnet wird, so können wir auch in den regeneratorischen Prozessen, wo so viele Vererbungstendenzen durch die äußeren und inneren Reize ausgelöst werden, in gewisser Hinsicht primäre, den ontogenetischen entsprechende und sekundäre, durch besondere Bedingungen hervorgerufene Erscheinungen unterscheiden, wobei die letzteren mehr oder weniger die ersteren verwischen.

In unserm Falle stellt z. B. die durch den ersten äußeren Reiz,

d. h. durch die Verwundung des Körpers und den Einfluß des neuen Mediums auf die durchschnittenen Gewebe, hervorgerufene Wundheilung eine solche sekundäre Erscheinung dar, welche nichts Gemeinsames mit der Ontogenie hat. Die Bildung der Rumpfsegmente infolge des inneren Reizes unter dem Einfluß des neuentstandenen Analsegmentes auf das junge präanale Epithel, stellt dagegen, wie wir gesehen haben, in großem Maße eine Wiederholung ontogenetischer Prozesse dar. Das rückdifferenzierte, junge, neugebildete Epithel der präanalen Region, d. h. der Bildungszone, verhält sich im allgemeinen so wie die präanale Ectodermzone der Trochophora; aber auch hier treten Verschiedenheiten hervor, die mit den verschiedenen Bedingungen ursächlich verknüpft sind, z. B. die Teilnahme des alten Peritoneums an der Bildung des Cölomgewebes, das Hineinwachsen alter Nervenfasern in das sich neubildende Bauchnervensystem. Diese Prozesse dienen sozusagen zu einer vollständigeren Verbindung des Regenerates mit den alten Körperpartien, zu einer besseren Vereinigung beider Teile, zur Verwischung der vielleicht durch das verschiedene Alter der Gewebe bedingten Differenzen. Wir sehen also, daß selbst in dem Falle, wie bei den Polychäten, wo die Wiederholung ontogenetischer Prozesse so scharf bei der Regeneration hervortritt, primäre und sekundäre Erscheinungen zu unterscheiden sind, welche man gewissermaßen mit den palingenetischen und cänogenetischen Prozessen in der Ontogenie vergleichen kann, wobei die letzteren die ersteren verwischen.

Die Frage, ob bei der Regeneration eine Wiederholung der ontogenetischen Prozesse stattfindet, wurde schon öfters diskutiert.

Es ist bekannt, daß schon manche ältere Autoren, welche die Regeneration der Anneliden untersucht haben, eine solche Wiederholung angenommen haben. So gibt z. B. Bülow (3) an, daß bei der Regeneration mancher Naiden neue Gewebe des Hinterregenerates infolge einer Art Einstülpung entstehen sollen, welche er direkt mit der Gastrulation vergleicht, was sich jedoch als vollkommen falsch erwies; es genügt, die Abbildungen Bülows anzusehen, um überzeugt zu werden, daß Bülow die proctodäale Einstülpung für eine embolische Gastrula angesehen hat. Auch andre Forscher an verschiedenen andern Objekten, z. B. A. Goette und Fraisse, bei der Untersuchung der Regeneration der Wirbeltiere haben manche der betreffenden Prozesse mit den ontogenetischen Prozessen verglichen.

T. H. Morgan (12) bespricht diese Frage näher. Er sagt u. a.: »Carrière findet, daß das Auge der Schnecke in fast genau derselben

Weise aus dem Ectoderm regeneriert, wie sich das Auge beim Embryo bildet. Ich meine, daß, da in beiden Fällen dasselbe Gebilde (das Auge) auf demselben Mutterboden (Ectoderm) entsteht, es nicht verwunderlich ist, daß die beiden Prozesse viel Gemeinsames haben.«

»Der Irrtum liegt, nach meiner Meinung, nicht in der Behauptung, daß die beiden Prozesse große Ähnlichkeit haben, oder selbst ganz gleich verlaufen, sondern darin, daß behauptet wird, die Regeneration wäre eine Wiederholung der Ontogenese. Unter denselben Bedingungen werden ja wohl dieselben Faktoren, welche die embryonale Entwicklung geleitet haben, auch die regenerativen Prozesse leiten. Ja, ich meine, wir sollten erwarten, daß die beiden Vorgänge noch viel öfter miteinander übereinstimmen als es der Fall ist. Daß sie so oft in ganz verschiedener Weise verlaufen, liegt eben daran, daß die Bedingungen bei jungen und erwachsenen Individuen meistens doch recht verschieden sind.«

Bei der Regeneration der Organe und Körperteile der erwachsenen oder jungen Tiere sind überhaupt zwei Fälle möglich. Und zwar, entweder entwickeln sich die neuen Gewebe und Organe aus den entsprechenden alten, welche verwundet worden sind, oder aus einem neuen, nach der Wundheilung entstandenen Regenerationsgewebe, welches den Charakter eines embryonalen Gewebes hat. Bei den Fischen z. B., nach meinen (15) Untersuchungen an den aus dem Ei ausgeschlüpften jungen Forellen, regenerieren die neuen Gewebe von den entsprechenden alten aus. Es bildet sich hier zwar ein Wundgewebe, welches zum provisorischen, schnellen Wundverschlusse dient, ein Gewebe, dessen verästelte, einen mesenchymatischen Charakter aufweisende Elemente sogar teilweise vom Ectoderm der Wunde entstehen, aber alle Gewebe, welche bestehen bleiben, verdanken ihren Ursprung den alten, differenzierten Geweben des Organismus. Hier gilt also der Satz: Gleiches aus Gleichem. Bei den Polychäten dagegen haben wir einen diagonal entgegengesetzten Fall: hier entsteht fast alles aus dem sich neubildenden indifferenten Epithel der Wundfläche, dessen Produkt, das Epithel der Bildungszone, eine wichtige regenerative Rolle spielt. Es ist selbstverständlich, daß von der »Wiederholung« der embryonalen Prozesse während der Regeneration wirklich nur in den Fällen letzterer Art eine Rede sein kann, denn nur hier kann man von einem omnipotenten Charakter dieses indifferenten Bildungsgewebes sprechen, so wie wir von einem omnipotenten Charakter der ersten embryonalen Zellen reden, und nur hier kann eine Mosaikarbeit und eine allmähliche Differenzierung der Gewebe

stattfinden, welche derjenigen bei der embryonalen Entwicklung gleicht.

Hat nun Morgan recht, indem er sagt, daß es überhaupt ein Irrtum ist, von einer Wiederholung der ontogenetischen Prozesse während der Regeneration zu sprechen? Mir scheint es, daß in unserm Fall (bei der Polychätenregeneration), der ein äußerst charakteristischer ist und welchen man als einen typischen Fall einer sehr vollständigen Regeneration bezeichnen kann, die sowohl in der freien Natur, wie auch nach einer künstlichen Operation bei allen Individuen stets zustande kommt, von einer wirklichen Wiederholung die Rede sein kann. Wir haben gesehen, daß bei der Polychätenentwicklung ein jedes Segment, eins nach dem andern von der präanalen Bildungszone der Trochophora entsteht, und daß bei der Entwicklung derselben das Ectoderm der Bildungszone in verschiedenen Regionen zur Hervorbringung bestimmter Organe determiniert ist. Wir können uns vorstellen, daß das Ectoderm aller Rumpfsegmente sogar schon nach der vollen Differenzierung der inneren Organe derselben die embryonale Tendenz erblich behält, bei gewissen Bedingungen auf dieselbe Weise dieselben bestimmten Anlagen zu produzieren, wie in den frühesten Momenten seiner Existenz, wenn das betreffende Segment noch in statu nascendi war und sich aus der präanalen Bildungszone der Trochophora erst zu differenzieren begann.

Indem wir uns in rein symbolischer Weise des Ausdruckes Weismanns bedienen, können wir sagen, daß im Ectoderm eines jeden Rumpfsegmentes des Polychätenkörpers ein erblich ihm mitgeteiltes »Nebenkeimplasma« lokalisiert ist, welches eine prospektive Potenz besitzt, neue bestimmte Gewebe zu produzieren und welches nach einer Reihe von äußeren und inneren Reizen von dem potentiellen Zustand in einen aktiven überführt werden kann. In diesem Sinne können wir wirklich, nach meiner Meinung, von einer Wiederholung der ontogenetischen Prozesse bei der Renegeration sprechen, da wir in beiden Fällen eine Auslösung derselben prospektiven Potenzen, derselben latenten Vererbungstendenzen, annehmen müssen. Nach Morgan genügt die Tatsache, daß dieselben Gebilde auf demselben Mutterboden entstehen, zur Erklärung der so häufig erscheinenden Ähnlichkeit der ontogenetischen und regenerativen Prozesse, wie z. B. in dem Carrièreschen Fall, welcher die Regeneration der Schneckenaugen betrifft. Mir scheint es aber, daß es sich hier nicht nur um »Ähnlichkeit« handelt; es könnten ja dieselben Endresultate sogar auf

demselben Mutterboden bei verschiedenen äußeren und inneren Bedingungen (und recht verschieden sind sie im Embryo und beim erwachsenen Tiere) auf sehr differenten Wegen erzielt werden; wenn sie sich aber trotz der großen Differenz in den Bedingungen fast denselben Entwicklungsweg wählen, so müssen wir annehmen, daß das durch dieselben erblichen Anlagen, durch die identischen prospektiven Potenzen des embryonalen Materiales und des primären Regenerationsgewebes bedingt ist. Die Differenzen in beiden Gruppen von Prozessen sind aber nur durch die Verschiedenheit der Bedingungen hervorgerufen.

Wir kennen aber viele Erscheinungen, welche der »Wiederholung« der Ontogenese bei der Regeneration zu widersprechen scheinen, z. B. der so vielfach besprochene Fall der Linsenregeneration bei den Amphibien. Der Fall ist um so interessanter, da es sich nicht nur bei allen in dieser Hinsicht untersuchten Amphibien herausgestellt hat, daß die neue Linse sich von dem Irisrande aus regeneriert (Colucci, E. Müller, P. Röthig, A. Fischel u. a.), sondern daß vielmehr auch bei den Teleostiern, nach den sorgfältigen weiterhin zur Veröffentlichung gelangenden Untersuchungen meines Schülers Herrn Jan Grochmalicki (bei jungen Forellen), die Neubildung der Linse vom Irisrande aus erfolgt. Wahrscheinlich ist das eine Eigentümlichkeit aller Vertebraten. Morgan sagt, daß der wichtigste Teil dieser Entdeckung darin besteht, daß die Linsenregeneration »nicht wie bei der Embryonalentwicklung vom Ectoderm her erfolgt«. Diese Tatsache heben alle neueren Forscher hervor, als einen Beweis, daß die Regeneration hier nichts Gemeinsames mit der Ontogenese hat. Aber, fragen wir, wie kann überhaupt die Regeneration der Linse aus dem »Ectoderm« zustande kommen? Die Cornea ist ebensowenig ein Ectoderm wie die Iris, sie ist nur ein Produkt des Ectoderms. Von welchem Teil der Cornea könnte sich die Linse neu bilden? Vom äußeren Epithel nicht, da unterhalb desselben eine mächtige Schicht Bindegewebes liegt; es wäre nur möglich, daß die neue Linse sich aus dem stark abgeplatteten und stark differenzierten, einschichtigen »Corneaendothel« bilde, welches man übrigens ebensowenig »Ectoderm« nennen kann wie z. B. die Retina, obwohl beide Bildungen Produkte des äußeren Keimblattes sind. Wenn jedoch die Linse sich niemals aus dem »Corneaendothel« neu bildet, so müssen wir annehmen, daß diesem letzteren nur ganz differenzierte, ganz einseitige Erbpotenzen, eigentümlich sind, weshalb dieses Endothel bei der Regeneration nur ein gleiches Gewebe produzieren kann; das

Irisepithel dagegen enthält noch verschiedene Erbpotenzen, welche infolge eines bestimmten Reizes zur Auslösung gelangen. Daß eben nicht die innere Corneaepithelschicht, sondern das Irisepithel nach einem und demselben operativen Reize die Linse neuzubilden die Fähigkeit besitzt, daß nur das Irisepithel einer Rückdifferenzierung unterliegen kann, das beweist nämlich, daß das erstere erblich unipotent, das letztere dagegen, sozusagen, diversipotent ist. Sobald aber die Rückdifferenzierung stattgefunden hat, sobald die Epithelzellen der Iris auf die Stufe der primitiven Ectodermalzellen herabgestiegen sind, erfolgt schon die Bildung der Linsenfasern auf eine der embryonalen ähnliche Weise. Die Linsenregeneration, wo kein Parallelismus mit der Ontogenese zu sein scheint, einerseits, die Polychätenregeneration, wo derselbe in so klarer Weise hervortritt, anderseits und viele andre analoge Fälle zeigen uns, wie wenig wir noch die allgemeinen Gesetze der komplizierten Vererbungserscheinungen kennen. Die obigen Tatsachen beweisen aber gleichzeitig, daß keineswegs »alles aus allem« sich bilden kann, sondern daß eine exakt zu bestimmende Gesetzmäßigkeit in der Neubildung von Geweben und Organen existiert, eine Gesetzmäßigkeit, welche äußerst kompliziert ist und bei verschiedenen Tierformen und in verschiedenen Organen derselben different verlaufen kann, in bestimmter Abhängigkeit von der inneren Struktur der betreffenden Organismen, von verschiedenartiger Verteilung der Vererbungspotenzen während der Ontogenese und von äußeren Bedingungen, welche als Auslösungsreize für die latenten Erbpotenzen wirken. Da aber die strukturellen und ontogenetischen Verhältnisse der Organismen nur Ausdrücke einer langen Reihe phylogenetischer Entwicklung der Organismenwelt darstellen, so spielen auch ohne jeden Zweifel die phylogenetischen Faktoren eine wichtige und bestimmende Rolle in der Art und Weise des Verlaufes nicht nur der embryonalen Entwicklung, sondern auch der Regenerationsprozesse bei verschiedenen Organismen.

IX. Kurze Zusammenfassung.

1) Die Regeneration des hinteren Körperabschnittes erfolgt bei *Nereis* sehr leicht und verhältnismäßig schnell, und zwar sowohl in der freien Natur nach dem zufälligen Verlust eines größeren oder kleineren hinteren Körperabschnittes, wie auch beim künstlichen Abtrennen desselben.

2) Die große Regenerationsfähigkeit steht in ursächlichem Zu-

sammenhang mit einer großen Verletzbarkeit und ist eine Folge der inneren Struktur der Tiere und der äußeren Lebensbedingungen. Bei einer großen Vulnerabilität und bei Bedingungen des Lebens, welche die eventuelle Verwundung begünstigen, ist die große Regenerationsfähigkeit eine sehr nützliche Anpassung, und als solche konnte sie unter der Wirkung der natürlichen Auslese entstehen.

3) Die erste Erscheinung, welche als eine Vorbereitung des Organismus zur eigentlichen Regeneration anzusehen ist, ist die Wundheilung, bei welcher folgende Prozesse zu unterscheiden sind: a. starke Kontraktion der circulären Muskulatur der Körperwand; b. ein Hervorragen und eine kleine Umstülpung der Ränder des durchschnittenen Darmes — welche beide Prozesse zur Verengung der Wundöffnung führen; c. eine Anhäufung von Leucocyten, peritonealer Elemente und Geschlechtselemente an der Wundöffnung, wodurch ein provisorischer Pfropf gebildet wird; d. Bildung einer epithelialen Decke an der Wundfläche, welche von den Rändern des alten Epithels entsteht; e. das Zusammenwachsen des Darmepithels mit dem Wundepithel.

4) Durch eine Einstülpung eines Teiles des neugebildeten Epithels der Wundfläche entsteht ein kurzes Proctodäum, welches somit, wie bei der embryonalen Entwicklung, einen ectodermalen Ursprung hat.

5) Bald nach der Bildung des Afters, welcher in den meisten Fällen von Anfang an terminal liegt, manchmal aber zuerst eine dorsale oder ventrale Lage hat und erst später terminal zu liegen kommt, entstehen die beiden ventralen Afterhöcker und die Aftercirren. In der Form, Größe und Lage, wie auch in der Symmetrie derselben treten bei verschiedenen Individuen recht verschiedene Verhältnisse auf, welche jedoch mit dem weiteren Verlaufe der Regeneration reguliert werden.

6) Ein schief ausgeführter Schnitt verursacht die Bildung eines Regenerates, dessen Längsachse senkrecht zur Schnittfläche gerichtet ist, aber diese Lage des Regenerates dauert nur sehr kurz, und bald erfolgt eine Regulation, so daß die Richtungsachse des Regenerates im weiteren Verlaufe der Entwicklung mit der Hauptachse des Wurmkörpers zusammenfällt. Diese Regulation kommt durch ungleichmäßiges Wachstum des Regenerates auf verschiedenen Wegen zustande.

7) Wenn bei einem schiefen Schnitt einerseits das Parapodium abgetragen wird, regeneriert dieses letztere schneller als der abgetragene Rumpfteil, wobei zuerst die terminalen Teile des Parapodiums entstehen.

8) Ein einseitiges Abtragen des Parapodiums bei einem schiefen

Durchschnitte des Körpers verursacht sehr oft eine gewisse, aber auch nur eine temporäre Asymmetrie in der Ausbildung des Regenerationskegels, und zwar sind gewöhnlich die Analhöcker, Analcirren und Parapodien an der entgegengesetzten Seite des Regenerates etwas stärker entwickelt (Kompensationsprinzip). —

9) Die Analhöcker (samt den Analcirren), die unter dem After terminal und ventral liegen, bilden das Analsegment, welches also die erste Bildung des Hinterregenerates darstellt. Direkt vor dem Analsegment bildet das neuentstandene Wundepithel eine Zone, in welcher eine rege Zellteilung stattfindet, und welche Zellmaterial für neue Segmente produziert, die sich zwischen das Analsegment und das letzte alte Segment hineinschieben, und zwar so, daß das jüngst gebildete Segment immer direkt vor der Bildungszone liegt, dagegen das älteste Segment des Regenerates hinter dem letzten alten Segment zu liegen kommt, so wie es bei der Ontogenese stattfindet.

10) Das Epithel der Bildungszone ist von Anfang an in verschiedenen Gegenden zur Bildung bestimmter Anlagen des Körpers determiniert, und zwar ist die Topographie dieser Anlagen der embryonalen ähnlich.

11) Die vom Ectoderm des Analsegmentes und der Bildungszone einzeln sich ablösenden Zellen geben der circulären Muskulatur der Körperwand den Anfang, welche somit der longitudinalen Muskulatur gegenüberzustellen ist, die zusammen mit der Anlage des Cölomgewebes, obwohl in einer lokalisierten Gegend des Ectoderms (in nächster Nachbarschaft mit der Bauchmarkanlage) entspringt.

12) Die epitheliale Bildungszone, die unmittelbar vor dem Analsegment liegt, differenziert sich in einen dorsalen und in einen ventralen Abschnitt; indem im ersteren hauptsächlich nur die Weiterbildung von Ectodermzellen stattfindet, so daß dieser Abschnitt nur das Wachstum des dorsalen Teiles der Körperdecke der neuentstehenden Segmente bedingt, unterliegt der ventrale Abschnitt der Bildungszone wichtigen lokalen Differenzierungen, und zwar entsteht in der Mitte die Anlage für das Bauchmark, zu beiden Seiten derselben erscheinen die paarigen Anlagen, erstens für das Cölomgewebe und zweitens für die longitudinale paarige Körpermuskulatur. Diese zwei letzten Anlagen sind von Anfang an individualisiert, obwohl sie sehr innig zusammenhängen, wobei die Anlage für die paarige Längsmuskulatur sehr innig mit der Bauchmarkanlage zusammenhängt und medianwärts liegt, die paarige Anlage des Cölomgewebes dagegen mehr lateralwärts zu liegen kommt. Lateralwärts von den Cölomgewebsanlagen erscheinen etwas später die ersten Anlagen der Parapodien.

13) Das neue Bauchmark entsteht aus drei von Anfang an lokal abgegrenzten Anlagen des Ectoderms, aus einer unpaaren, medialen, welche hauptsächlich zur Bildung der Gliazellen zu dienen scheint und aus zwei paarigen, lateralen. Vom alten Bauchmark dringen keine Zellen in das sich neubildende hinein, nur eine Anzahl alter Nervenfasern tritt in das neue Bauchmark hinein und dient zum innigeren Zusammenhang beider Bildungen.

14) Die Anlage des Bauchmarkes, welche zuerst in der Bildungszone zum Vorschein kommt, erscheint etwas später als ein paariger Strang auch in dem Ectoderm der Analhöcker und verlängert sich als paarige Nervenstränge in die Analcirren.

15) Das Cölomgewebe (wie auch die Anlage der longitudinalen Muskulatur) besteht aus großen, charakteristischen Zellen, welche gruppenweise in die Höhle des Analsegmentes hineindringen, hauptsächlich aber nach vorn wandern, und sich sehr bald in eine parietale und eine viscerale Schicht, wie auch in eine Reihe von Scheidewände, als Anlagen der Dissepimente, differenzieren.

16) An der Bildung des Cölomgewebes beteiligen sich in nicht geringem Maße auch Zellen, welche von den alten peritonealen Schichten abstammen, besonders aber vom splanchnischen Blatt.

17) Die Anlagen der Dissepimente differenzieren sich in eine äußere Zellenschicht, welche die vordere und hintere Peritonealwand derselben bildet und in innere Zellen, die den Muskeln der Dissepimente den Ursprung geben. Eine sekundäre Einwanderung von Ectodermzellen in die Anlagen der Dissepimente habe ich bei *Nereis* nicht gesehen.

18) Die ectodermalen Anlagen der paarigen Longitudinalmuskulatur unterliegen ähnlichen Veränderungen wie bei *Amphiglene* und *Nerine* nach meinen vorigen Untersuchungen; jede Muskelfaser ist ein Produkt einer einzigen Zelle, welche infolge der Kernteilung mehrkernig wird. Ein Teil der Zellen wandert in die Höhle des Analsegmentes, umgibt hier von beiden Seiten den Hinterdarm, wandert in die Dorsalseite und bildet paarige Anlagen für die dorsale, paarige Longitudinalmuskulatur, während der weitaus größte Teil der Zellen an der ventralen Seite bleibt, unmittelbar dem Ectoderm anliegt und die ventrale paarige Longitudinalmuskulatur liefert.

19) Der unpaare, oberhalb des Bauchmarkes verlaufende Längsmuskelstrang verdankt gleicherweise dem Cölomgewebe seinen Ursprung, ist also auch ectodermal.

20) Die Borstenanlagen, wie auch die Muskulatur der Borstenfollikel, haben gleicherweise einen ectodermalen Ursprung. Alle parapodialen

Bildungen entstehen aus bestimmten Stellen des Ectoderms an der ventralen Seite des Regenerates lateralwärts in unmittelbarer Nähe derjenigen Stellen, wo das Cölomgewebe erscheint.

21) Das Gefäßsystem des Regenerates entwickelt sich hauptsächlich vom Blutsinus aus, welcher zwischen dem Darm und der Splanchnopleura erscheint und mit den Darmgefäßen des alten Wurmkörpers kommuniziert. Da die Splanchnopleura teilweise vom Cölomgewebe ectodermalen Ursprunges, in großem Maße aber auch von alten splanchnopleuralen Elementen stammt, so ist daraus zu schließen, daß die Wandungen der Gefäße hauptsächlich denjenigen des alten Wurmkörpers ihre Entstehung verdanken, wofür die sehr frühe Proliferation der Wandungen der durchschnittenen Gefäße spricht.

22) Die Geschlechtsdrüsen des Regenerates stammen von jungen Geschlechtszellen des letzten oder einiger der letzten alten Segmente des Wurmkörpers ab. Die jungen Geschlechtszellen wandern in das Regenerat hinein. Sie werden teils durch die alten peritonealen Zellen mitgeschleppt, teils wandern sie aktiv durch die Leibeshöhle, noch bevor die Scheidewände zur vollständigen Entwicklung gelangen; manche wandern endlich durch Schlitze (primäre Leibeshöhle) zwischen dem Ectoderm und dem Cölomgewebe (dem parietalen Blatt des Peritoneums). Bei der Wanderung nehmen viele Geschlechtszellen amöboide oder länglich ovale und spindelförmige Gestalten an. Indem sie sich in jedem Segment an der Hinterfläche des Septums anhäufen, bilden sie hier eine Anlage der neuen Geschlechtsdrüse.

23) Die Regeneration stellt bei den Polychäten (ich rede hier nur vom Hinterregenerat) in vielen Hinsichten eine Wiederholung der ontogenetischen Prozesse dar; die Identität oder die große Ähnlichkeit beider Prozesse ist dadurch bedingt, daß in dem einer Rückdifferenzierung unterliegenden Gewebe des Regenerates, sowie bei der Larve die ähnlichen latenten Erbtendenzen aktuell werden. Die differenten äußeren und inneren Bedingungen einerseits bei der Ontogenese, anderseits bei der Regeneration rufen bestimmte Differenzen im Verlaufe beider Reihen von Prozessen hervor.

24) Die Regeneration ist eine Reihe von Reaktionen des verwundeten Organismus auf äußere und innere Reize; die Art und Weise dieser Reaktionen und somit auch der Verlauf der Regeneration hängt bei verschiedenen Tierformen und in verschiedenen Organen von specifischen, erblichen, latenten Tendenzen ab, welche durch die betreffenden Reize ausgelöst werden.

Literaturverzeichnis.

1. D. BARFURTH, Die Regeneration des Amphibienschwanzes. Anat. Anz. 1893.
2. — Die Regeneration der Wirbeltiere. In O. HERTWIGS »Handbuch der Entwicklungsgeschichte d. Wirbeltiere«.
3. C. BÜLOW, Die Keimschichten des wachsenden Schwanzendes bei Lumbriculus variegatus. Diese Zeitschrift. Bd. XXXIX. 1883.
4. H. DRIESCH, Skizzen zur Restitutionslehre. Mit 3 Fig. Arch. f. Entw.-Mech. d. Organismen. 1905.
5. K. HESCHELER, Über Regenerationsvorgänge bei Lumbriciden. I. u. II. Jenaische Zeitschr. f. Nat. Bd. XXX u. XXXI. 1896—1898.
6. — Weitere Beobachtungen über Regeneration und Selbstamputation bei Regenwürmern. Vierteljahresschr. d. nat. Ges. Zürich. 1897.
7. P. IWANOW, Die Regeneration der Segmente bei den Polychäten. Diese Zeitschrift. Bd. LXXXV. Heft I. 1907.
8. N. KLEINENBERG, Die Entstehung des Annelids aus der Larve von Lopadorhynchus, nebst Bemerkungen über die Entwicklung andrer Anneliden. Diese Zeitschrift. Bd. XLIV. 1886.
9. N. MAKAROFF, Zur Frage über die Bildung neuer Segmente bei den Oligochaeten. Zool. Anz. 18. Jahrg.
10. E. MEYER, Studien über den Körperbau der Anneliden. Mitteil. zool. Stat. Neapel. Bd. XIV 1901. Auch russisch in den Arbeiten d. naturw. Gesellsch. bei der k. Universität Kasan. Bd. XXXI. 1897.
11. A. MICHEL, Recherches sur la régénération chez les Annélides. Bull. scient. de la France et de la Belgique. Publié par A. GIARD. Paris. T. XXXI. 1898.
12. H. T. MORGAN, Die Regeneration. (Übersetzt von M. MOSZKOWSKI.) 1907.
13. J. NUSBAUM, Vergleichende Regenerationsstudien. Über die Regener. d. Polychäten Amphiglene mediterranea Leyd. und Nerine cirratulus Delle Ch. Mit 4 Taf. Diese Zeitschrift. Bd. LXXIX. 1905.
14. — Regeneration der Enchytraeiden. Polnisches Archiv für biolog. und medizin. Wissensch. (deutsch u. polnisch). Lemberg. Bd. I u. II. 1901 u. 1904.
15. J. NUSBAUM u. SIDORIAK, S., Beiträge zur Kenntnis der Regener. nach künstlichen Verletzungen bei älteren Bachforellenembryonen. Arch. f. Entw.-Mech. d. Organismen. Bd. X. 1900.
16. H. RANDOLPH, The Regeneration of the tail in Lumbriculus. Journ. of Morph. Vol. VII. 1892.
17. E. SCHULTZ, Aus dem Gebiete der Regeneration. Über Regeneration der hinteren Körperhälfte bei Polychäten. Diese Zeitschrift. Bd. LXVI. 1899.
18. R. WOLTERECK, Beiträge zur praktischen Analyse der Polygordius-Entwicklung nach dem »Nordsee«- und dem »Mittelmeertypus« usw. Arch. f. Entw.-Mech. der Organismen. Bd. XVIII. 1904.

19. Fr. v. Wagner. Beiträge zur Kenntnis der Reparationsprozesse bei Lumbriculus variegatas. Zool. Jahrbücher. Abteilung f. Ontogenie. Bd. XIII. 1900.

20. A. Weismann, Vorträge über Descendenztheorie. 2. Auflage.

Erklärung der Abbildungen.

Alle Abbildungen wurden mittels Zeichenprisma ausgeführt, nur die Fig. 27 und 28 sind photographische Aufnahmen. Alle stellen Präparate von *Nereis diversicolor* dar. Fig. 1 bis 29 wurden bei der Reproduktion zu $^1/_4$ verkleinert.

Allgemeine Buchstabenbezeichnung:

a, After;
a.h., Afterhöcker.
b, Blutgefäße;
c, Cölomgewebe (des Regenerates);
d, Darm;
ek, Ectoderm;
en, Entoderm;
g, Geschlechtszellen;
m, Mesenchymzellen;
m.c, circuläre Muskulatur d. Leibeswand;
m.l., longitudinale Muskulatur der Leibeswand;
m.r., radial verlaufende Muskelfaser;
n, Bauchmark;
n.c, mittlerer Strang des Bauchmarks;
p, Peritoneum;
p.p., Parapodium;
pr, Proctodäum;
s, Scheidewände (Dissepimente).

Tafel VII—IX.

Fig. 1—13. Regenerate von Individuen, die d. 13. April operiert und den 16. Mai fixiert worden sind. (Fig. 1 gezeichnet bei Oc. 6. S. a_2. Zeiss, Fig. 2—13 bei Oc. 2. S. 3 Reichert.)

Fig. 14—19. Regenerate von Individuen, die den 20. Mai operiert und den 13. Juni fixiert worden sind. (Oc. 6. S. a_2. Zeiss.) Fig. 18*a* von der Ventralseite, Fig. 18*b* von der Dorsalseite.

Fig. 20—23. Regenerate von Individuen, die den 13. April operiert und den 7. Juni fixiert worden sind. (Oc. 2. S. 3 Reichert.)

Fig. 24 u. 25. Regenerate von Individuen, die den 13. Juni operiert und den 27. Juni fixiert worden sind. (Oc. 6. S. a_2. Zeiss.) Fig. 25 von der Dorsalseite.

Fig. 26. Ein in natürlichem Zustande gefundener Regenerationskegel. (Oc. 6. a_2. Zeiss.)

Fig. 27. Teile von drei Individuen, 24 Stunden nach der Operation. Vergr. photographische Aufnahme.

Fig. 28. Ein in natürlichem Zustande gefundener Regenerationskegel. Vergr. photographische Aufnahme.

Fig. 29. Ein Horizontalschnitt durch das Hinterende eines Individuums 7 Tage nach der Operation. (Oc. 2. S. A. Zeiss.)

Fig. 30. Ein Teil eines Horizontalschnittes aus derselben Serie wie Fig. 29,

am Übergange des Hautepithels in das Epithel des Proctodäums. (Oc. 4 S. F. ZEISS.)

Fig. 31. Ein Teil eines Horizontalschnittes durch das Hinterende eines Individuums, 7 Tage nach der Operation, oberhalb des Darmes. (Oc. 2. S. F. ZEISS.)

Fig. 32 u. 33. Teile von Querschnitten durch die Leibeswand sehr junger Regenerate, in der dorsolateralen Gegend. (Oc. 4. S. F. ZEISS.)

Fig. 34 u. 35. Teile von Sagittalschnitten durch ein Individuum, welches den 13. April operiert und den 26. Mai fixiert worden ist. (Oc. 2. S. C. ZEISS.)

Fig. 36. Ein Hinterteil eines Sagittalschnittes durch ein Individuum, welches den 13. April operiert und den 7. Juni fixiert worden ist. (Oc. 2. S. C. ZEISS.)

Fig. 37 u. 38. Querschnitte durch einen jungen Regenerationskegel hinter der Bildungszone (37) und in der Gegend der Bildungszone (38). (Oc. 4. S. C. ZEISS.)

Fig. 39. Ein Teil eines Querschnittes durch die Bildungszone eines jungen Regenerationskegels. (Oc. 2. S. F. ZEISS.)

Fig. 40. Ein Teil eines Sagittalschnittes durch einen jungen Regenerationskegel (links die Bildungszone). (Oc. 2. S. F. ZEISS.)

Fig. 41. Ein Teil eines Sagittalschnittes durch die Anlage des Bauchmarkes eines jungen Regenerationskegels. (Oc. 5. S. C. ZEISS.)

Fig. 42. Querschnitte durch einen mehr vorderen (älteren) Teil eines Regenerationskegels. (Oc. 4. S. A. ZEISS.)

Über die Linsenregeneration bei den Knochenfischen.

Von

Jan Grochmalicki,

Assistent am Zoologischen Institut in Lemberg.

(Aus dem Zoologischen Institut der k. k. Universität Lemberg, unter der Leitung des Herrn Professor Dr. J. Nusbaum.)

Mit 6 Figuren im Text.

In der Literatur der letzten Jahre finden wir mehrere Arbeiten über die Regeneration der Augenlinse. Als Versuchsmaterial wurden bisher fast ausschließlich *Triton*- und *Salamandra*-Larven (V. Colucci[1], G. Wolff[2], E. Müller[3], A. Fischel[4] u. a.), zum Teil auch erwachsene Tritonen, Kaulquappen (W. Kochs[5]) und Fische (Röthig[6]) verwendet. Es wurde (für *Triton*- und *Salamandra*-Larven) von allen obengenannten Autoren mit Ausnahme Kochs festgestellt, daß die neue Linse am Pulpillarrande der oberen Iris entsteht. Kochs dagegen behauptet, daß die regenerierte Linse von Zellen der äußeren Haut oder des Horn-

[1] V. S. Colucci, Sulla rigenerazione parziale dell' occhio nei Tritoni. Memorie della R. Accad. d. Sc. dell' Inst. di Bologna. S. V. T. I. 1891.

[2] G. Wolff, Bemerkungen zum Darwinismus mit einem experimentellen Beitrag zur Physiologie d. Entwicklung. Biolog. Centralbl. 14. 1894. — Entwicklungsphysiologische Studien. I. Die Regeneration der Urodelenlinse. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. I. 1895. — Entwicklungsphysiologische Studien. II. Weitere Mitteilungen über die Regeneration d. Augenlinse. Ebenda. Bd. XII. 1901. — Entwicklungsphysiologische Studien. III. Zur Analyse der Entwicklungspotenzen des Irisepithels bei Triton. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXIII. 1904.

[3] E. Müller, Über die Regeneration d. Augenlinse nach Exstirpation derselben bei Triton. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVII. 1896.

[4] A. Fischel, Über die Regeneration d. Linse. Anatomische Hefte. XLIV. Heft. 1900. — Weitere Mitteilungen über die Regeneration d. Linse. Arch. f. Entwicklungsmech. XV. 1903.

[5] W. Kochs, Versuche über die Regeneration von Organen bei Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLIX. 1897.

[6] P. Röthig, Über Linsenregeneration. Inaug. Diss. Berlin 1898.

hautepithels, welche durch die Operationswunde in das Innere des Auges gelangt sind, hervorgeht.

Da das Problem der Linsenregeneration von großem Interesse ist, entschloß ich mich im vorigen Jahre, diesen merkwürdigen Prozeß nochmals einem genauen Studium zu unterziehen.

Als Versuchsmaterial habe ich die Fische gewählt, da der Versuch der Linsenregeneration bei denselben, der im Jahre 1898 von P. Röthig unternommen wurde, ohne Erfolg blieb. In Anbetracht dessen, daß Röthig keine positiven Resultate erhalten hat, während man bei den *Triton-* und *Salamandra*-Larven vielmals eine Regeneration der Linse beobachtet hatte, schien mir die Nachprüfung seiner Beobachtung von besonderer Bedeutung zu sein.

P. Röthig experimentierte an Kaulquappen, Axolotl, ausgewachsenen Tritonen, an jungen Forellen, Karauschen und Elritzen. Die Versuche an Kaulquappen und Axolotl gaben ihm wegen der geringen Widerstandsfähigkeit der operierten Tiere gegen äußere Einflüsse keine Erfolge. Bei erwachsenen Tritonen konstatierte er zwar einige Male die Regeneration der Linse, da aber sein Versuchsmaterial zu gering war, hat er keine lückenlose Reihenfolge von Entwicklungsstadien erhalten. Röthig macht aber die Annahme wahrscheinlich, daß hier die Bildung der neuen Linse in derselben Weise erfolgt, wie es Wolff u. a. für die ausgewachsenen Tritonen annahmen.

Nicht viel besser erging es ihm mit den Fischen, von denen nur 30 zur Untersuchung gelangten. Bei Untersuchung der operierten Fische bemerkte er in einem Falle (31 Tage nach Exstirpation der Linse) im operierten Auge »ein kleines linsenförmiges Gebilde«, welches er bei mikroskopischer Untersuchung als regenerierte Linse erkannte. »Es ist daher wahrscheinlich — sagt Röthig —, daß auch die Fische eine herausgenommene Linse regenerieren können. Ich drücke mich absichtlich so vorsichtig aus, denn um das Eintreten einer Linsenregeneration mit aller Entschiedenheit behaupten zu können, müßte der Fall nicht so vereinzelt dastehen und müßte ich gemäß meinen früheren Erörterungen vor allem in der Lage sein, die einzelnen aufeinander folgenden Entwicklungsstadien der neuen Linse darzulegen. Das aber kann ich nicht. Auch die Befunde, die ich sonst noch erhielt, machen die Regeneration der Linse (bei den Fischen) zwar wahrscheinlich, aber nicht sicher.«

Von Fischen habe ich für meine Experimente über 500 kleine, soeben aus dem Ei ausgeschlüpfte Forellen (*Trutta fario* und *T. iridens*), zum Teil auch Goldfische (*Carassius auratus*) und Plötze (*Leuciscus*

rutilus) verwendet. Die Befunde, über welche ich hier berichten will, beziehen sich nur auf die Forellen, da die operierten Goldfische und Plötzen frühzeitig zugrunde gingen. Bei der Operation benutzte ich das bekannte Verfahren. Dem in ein Leinwandläppchen gewickelten Tiere wurde durch einen Linearschnitt an der Cornea das Auge geöffnet und durch einen leichten seitlichen Druck auf den Bulbus die Linse hervorzugleiten gezwungen.

Die operierten Fische wurden anfangs in einen Brutkasten gesetzt, später in mehrere Aquarien verteilt und mit Leber genährt. Diese Lebensweise scheint ihnen behagt zu haben, so daß mehrere von ihnen (während 187 Tagen) nach der Operation die Länge von 8 cm erreichten. Von Zeit zu Zeit wurden einzelne Tiere in einer Mischung von Sublimat und 3 %iger Salpetersäure a pari fixiert, dann entkalkt, in Paraffin eingebettet und in Schnitte von 7—15 μ Dicke zerlegt. Zur Färbung wurde Hämatoxylin nach DELAFIELD und VAN GIESONsche Mischung verwendet. Die mikroskopische Untersuchung ergab, daß in dem operierten Auge schon am 5.—7. Tage nach der Operation die Cornea ganz verwachsen ist. Die Stelle der Operation zeigte nur eine Narbe; die Iris, sofern dieselbe bei dem Operationsverfahren unverletzt bleibt, behält ihr früheres Aussehen, die Retina ist oft gefaltet, was durch das Fehlen der Linse und die dadurch entstandene Lücke leicht zu erklären ist. Als nächstes Verhalten des Auges ist die Entpigmentierung der Iris und die Wucherung ihrer Zellen am Pupillarrande, welche nach 20—30 Tagen und auch sehr oft später zum Vorschein kommt. Diese Erscheinungen bilden aber schon den Anfang des Regenerationsvorganges. Die Entpigmentierung kennzeichnet sich dadurch, daß die früher ganz schwarz gefärbte, das Aussehen eines schwarzen Streifens besitzende äußere Schicht der Iris, jetzt helle Flecken erhält und ringsum größere Ansammlungen und kleine Körnchen des entfernten Pigments zu bemerken sind.

Diese Ansammlungen sind als mit Pigment beladene Leucocyten anzusehen, welche, wie schon WOLFF und E. MÜLLER bemerkt haben, an der Entpigmentierung der Iris sich lebhaft beteiligen. Diese Entpigmentierung, welche man bei der Untersuchung der Schnitte leicht wahrnehmen kann, findet zumeist am ganzen Umfange des Pupillarrandes der Iris statt. Man trifft mehr oder weniger entpigmentierte Stellen, überall aber ist dieser Prozeß wahrzunehmen. Fast zugleich mit der Entpigmentierung der Iris, läßt sich eine deutliche Abhebung der beiden Irisschichten bemerken. An einer Stelle des Pupillarrandes nehmen die Zellen an Größe zu, ordnen sich faltenförmig und

bilden eine in die Pupille hineinragende Verdickung. Von größerer Bedeutung scheint mir der Umstand zu sein, daß, wie ich während der Untersuchung der operierten Tiere konstatieren konnte, diese knospenförmige Verdickung am Rande der Iris (welche allgemein als eine Anlage der regenerierenden Linse betrachtet wird) nicht nur am oberen Irisrande, wie es COLUCCI, WOLFF, MÜLLER, FISCHEL u. a. (bei andern Tieren) beobachtet haben, sondern auch irgendwo seitlich am Pupillarrande entstehen kann. Die Entstehung einer seitlichen Linsenanlage vermutet DIETRICH BARFURTH (Handbuch der Entwicklungslehre d. Wirbeltiere, hrg. von Dr. O. HERTWIG. 8. Kapitel, Die Erscheinungen der Regeneration der Wirbeltierembryonen). Auch FISCHEL betont deutlich, daß sowohl am oberen, wie auch am unteren Irisrande dieselben Veränderungen in den ersten Regenerationsprozessen eintreten können; während aber die am oberen Rande stattfindenden weiteren Veränderungen die Linsenregeneration bewerkstelligen, unterliegen diejenigen an dem unteren dagegen unter dem ordnenden Einflusse der Schwerkraft einer Rückbildung.

Ein Beispiel solcher seitlichen Linsenanlage gibt uns Fig. 1 wieder. Das Bild stammt von einem 26 Tage nach der Operation in Horizontal-

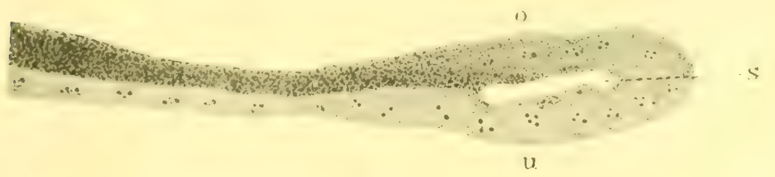


Fig. 1.

Ein Horizontalschnitt durch die Linsenanlage, 26 Tage nach vollzogener Operation. *o*, oberes, *u*, unteres Irisblatt, *s*, zwischen beiden entstandener Spalt. (Oc. 2, S. E, ZEISS Zeichenapparat nach ABBE.)

schnitte zerlegten Auge und stellt den hinteren Irisrand desselben mit einer deutlichen, in die Pupille emporragenden Verdickung dar. Wir sehen hier, wie das schwarzgefärbte äußere Irisblatt an seinem freien Ende entpigmentiert ist und in Verbindung mit dem unteren eine typische faltenförmige Anlage der Linse bildet. Diese Anlage zeigt auch in ihrem Innern ein deutliches, durch die Abhebung der beiden Irisblätter entstandenes Lumen, welches gewöhnlich vor dem Neubildungsprozeß erscheint. Dieses Gebilde stellt uns das erste Stadium der Linsenregeneration dar.

Ein andres Beispiel solcher seitlichen Linsenanlage gibt uns die photographische Aufnahme Fig. 2, welche einen Horizontalschnitt durch

das Auge eines nach 68 Tagen operierten Fischchens darstellt. Wir sehen hier von der hinteren Seite der Iris ein Bläschen in die Pupillaröffnung hineinragen, welches ein Lumen aufweist, das durch die Abhebung der beiden Irisblätter entstanden ist. Bei mikroskopischer Untersuchung sieht man, daß die in diesem Gebilde proliferierten Zellen eine faltenförmige Anordnung annehmen. Das ganze Bläschen sieht noch stark pigmentiert aus und ist nach auswärts gerichtet, was meiner Ansicht nach, wahrscheinlich die raschere Vermehrung der Zellen des hinteren Irisblattes bewirkt hat. Die Retinaschichten sind etwas gefaltet, was eine Folge der überstandenen Operation ist. Weitere Schädigungen des Auges, die auf diesem Bilde zum Ausdruck kommen, sind auf die Wirkung der Fixierungsmittel und der 3 %igen Salpetersäure, in der die Köpfchen der Tiere entkalkt wurden, zurückzuführen.



Fig. 2.
Ein Horizontalschnitt durch ein Forellenauge, 68 Tage nach der Operation. Photographische Aufnahme. *a*, Linsenanlage.

Während der Untersuchung der operierten Augen der Tiere habe ich mehrere solcher Gebilde die vom Pupillarrande der Iris in die Pupillaröffnung hineinragten, gesehen. Was aber die Bildungsstelle der Regenerate, welche die Anlagen der Linse darstellen, betrifft, so muß ich deutlich betonen, daß sie zum größten Teil an der oberen Iris entstehen, manchmal aber auch seitlich an der Pupillaröffnung anzutreffen sind. In späteren Stadien der Neubildung der Linse sehen wir, wie das Bläschen immer weniger Pigment enthält, während das ganze Gebilde sich vergrößert und die Zellen desselben sich zu Linsenfasern zu differenzieren anfangen. Eine genaue Angabe, wie diese Umbildung der Zellen zu Linsenfasern vor sich geht, bin ich nicht imstande zu geben, da in den zahlreichen von mir untersuchten Linsenregeneraten nur die Anfänge und der Ausgang der Linsenregeneration stets zu beobachten war. Eine Zwischenstufe, in welcher die Umbildung der proliferierten Zellen zu Linsenfasern stattfindet, ist mir leider nicht zur Beobachtung gekommen.

Die Linsenanlagen, wie es Fischel in seinen Arbeiten ausdrücklich hervorhob, kommen auch auf dem Umfange der Iris weit von der Pupillaröffnung, ja sogar, wenn die Iris gänzlich entfernt wurde, an der Pars ciliaris retinae vor.

Die erste Art der Entstehung der Linsenanlagen, weit von der Pupillaröffnung in der Iris ist auf der Fig. 3 zu sehen. Das Bild stammt von einem 40 Tage nach vollbrachter Operation fixierten Auge, welches in horizontaler Richtung in Schnitte zerlegt wurde. In diesem Auge waren keine Umbildungsprozesse am Rande der Iris zu konstatieren — dagegen fand ich unweit der Pupillaröffnung nebeneinander in einer parallelen Linie zwei Bildungscentren der Regeneration. Die Färbung der proliferierten Gebilde beweist deutlich ihre Entstehung von beiden Irisblättern. Die von dem oberen Irisblatt stammenden Zellen zeichnen sich durch starke Pigmentierung aus, sie bilden sozusagen den Stiel und den Kern der Gebilde; die am Umfange der Regenerate gruppierten Zellen sind dagegen blaß gefärbt und erinnern deutlich an Retinazellen bzw. an die Zellen des unteren Irisblattes der Pars iridica retinae, von der sie ohne Zweifel stammen. Ein unmittelbarer Übergang dieser letzteren in die peripherische Schicht dieser beiden Knospen kommt sehr deutlich zum Ausdruck. Die Entpigmentierung der Zellen und das lebhafte Wachstum dieser Gebilde sieht man sehr deutlich. Was die Entstehungsursache dieser beiden Anlagen anbelangt, ist zu bemerken, daß sie zweifellos auf die Verletzung derjenigen Stelle der Iris, wo sie entstanden sind, zurückzuführen ist.



Fig. 3.
Eine weit von der Pupillenöffnung entstandene doppelte Linsenanlage. Photographische Aufnahme. *a*, das Bild stammt von einem 40 Tage nach der Operation fixierten Auge. (Horizontalschnitt.)

Eine andre Art der Entstehung der Linsenanlage in der Pars ciliaris retinae zeigt uns ein 53 Tage nach der Operation fixiertes Auge (Fig. 4. Frontalschnitt). Die Iris scheint hier bei der Operation fast bis zum Grunde ausgerissen worden zu sein, wir sehen daher, wie von der Basis der Pars ciliaris retinae die Zellen sich unter einer lebhaften Vermehrung zu einer Falte anzuordnen beginnen. Die zwischen den Resten der beiden Irisblätter entstandene Spalte, entspricht zweifellos der Spaltung, die in typischer Weise am Rande der Iris bei der Linsenregeneration stattfindet und später das Lumen der regenerierenden Linse darstellt. Auch hier kommt deutlich die Entpigmentierung der proliferierten Zellen zum Ausdruck, ja sogar alle andern

Vorgänge scheinen mir die Vermutung, daß es sich hier um eine Linsenregeneration handelt, berechtigt zu machen. Ob jedoch aus solchen Anlagen eine Linse sich regenerieren kann, das ist fraglich.

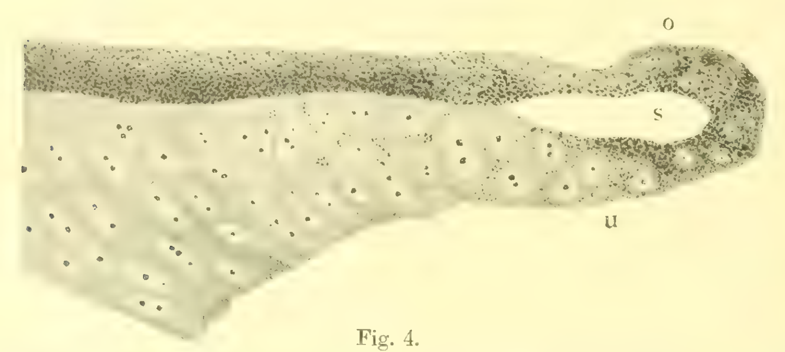


Fig. 4.

Linsenanlage bei Pars ciliaris retinae in einem Auge, 53 Tage nach der Operation (Frontalschnitt). *o*, oberes, *u*, unteres Irisblatt; *s*, zwischen diesen entstandener Spalt. (Oc. 2, S. E, ZEISS Zeichenapparat nach ABBE.)

Ein andres Bild, welches eine Variation in dem Bau der Linse darstellt und zugleich das fehlende Stadium der Umbildung der Zellen in Linsenfasern darstellen kann, ist auf Fig. 5 abgebildet. Es erinnert sehr, sowohl dem Bau als auch dem äußeren Aussehen nach, an die von FISCHEL in Fig. 18, Taf. III u. IV dargestellte Zwillingslinse (*Salamandra*-Larven). Bei näherer Durchmusterung der Schnitte sieht man eine fast vollkommen regenerierte Linse, deren Kapsel noch mittels eines schmalen Streifens mit dem Irisrand in Verbindung steht. Eine weitere Verfolgung der Schnitte ergibt, daß nur die äußere Schicht dieser Linse von den Linsenfasern gebildet ist. Ein äquatorieller Durchschnitt dagegen durch dieselbe überzeugt uns, daß das ganze Innere derselben durchaus vacuolisiert ist, und daß sie nur von außen von einer ziemlich dicken Schicht spindelförmiger, sich zu Linsenfasern differenzierender Zellen begrenzt ist. Seitlich von dieser Linse erblickt man eine mit derselben in nächster Verbindung stehende ebenso vacuolisierte Masse, die auch von den spindelförmigen Zellen

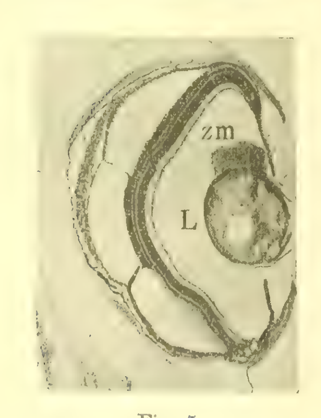


Fig. 5.

Eine nach 63 Tagen ausgebildete, vacuolisierte Linse *L*. *zm*, ebenso vacuolisierte, mit der ersteren in Verbindung stehende Zellmasse. Horizontalschnitt. Photographische Aufnahme.

durchquert ist. Ein tatsächlicher Unterschied zwischen diesen beiden Gebilden beruht darin, daß, während die erstere eine regenerierte Linse mit defekter Ausbildung repräsentiert, das zweite mit derselben in Verbindung stehende Gebilde durch den Mangel der Linsenkapsel, gleichsam als eine Ansammlung in Degeneration begriffener Zellen gedeutet werden kann. Möglicherweise könnte sich auch dieses Gebilde später zu einer Linse ausbilden, dann hätten wir eine regenerierte Zwillingslinse vor uns.

Das letzte Stadium der Linsenregeneration, nämlich wo die Linse schon von ihrem Mutterboden abgeschnürt in der Pupillaröffnung

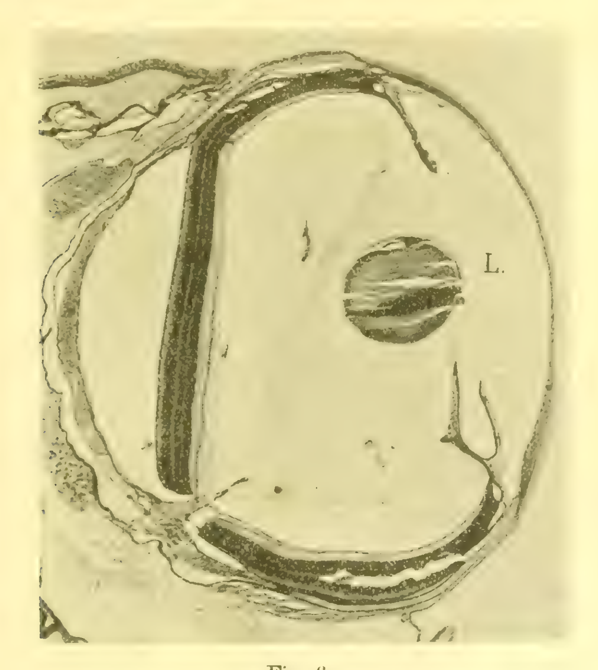


Fig. 6.
Eine nach 187 Tagen vollkommen regenerierte Linse *L*. Frontalschnitt, etwas schief. Photographische Aufnahme.

gelagert ist, habe ich in drei Fällen erhalten (nach Verlauf von 70, 106 und 187 Tagen nach der Operation). Ihr äußeres Aussehen wie auch der Bau zeigten keine Unterschiede von der bei normalem Entwicklungsgang entstandenen Linse. Was jedoch die Größe anbelangt, erreichte sie ungefähr $^2/_3$ der in dem andern Auge intakten normalen Linse. Eine solche eben nach 187 Tagen regenerierte Linse zeigt uns Fig. 6. Als Zeichen der durchgemachten Operation bemerken wir

unbedeutende Veränderungen der Retina, welche, statt bogenförmig im Frontalschnitt den Boden des Augenbechers zu bedecken, von der Chorioidea abgehoben ist. Die neue Linse ist auf dieser Figur nicht von den Irisrändern umgeben, da der Schnitt, den die obige Figur darstellt, vom Anfang der Serie stammt und etwas schief verläuft. Wegen der Größe der fixierten Linsen und ihrer harten Konsistenz war es fast unmöglich, trotz der langen Paraffineinbettung einen ordentlichen unverzerrten Meridionalschnitt durch dieselbe zu verfertigen.

Die oben beschriebenen Befunde beweisen meiner Ansicht nach, daß auch bei den Fischen die Linsenregeneration stattfindet.

Was den Verlauf der Regeneration der Linse anbelangt, so ist er im allgemeinen ähnlich dem bei andern Tieren konstatierten Prozesse, mit der Ausnahme, daß hier die Anlagen der Linse auch seitlich am Pupillarrande entstehen können.

Die Zeitdauer der Regeneration ist fast unmöglich annähernd anzugeben, jedenfalls ist sie viel länger als bei den andern beobachteten Tieren. Dieser Umstand jedoch enthält nichts Merkwürdiges an sich, da die Fische im allgemeinen ein geringeres Regenerationsvermögen kennzeichnet als die Amphibien, bei welchen die Regeneration der Linse so leicht zustande kommt. Diese geringe Regenerationsfähigkeit der Fische ist nicht nur durch die strukturellen Eigenschaften dieser Tiere, sondern auch wahrscheinlich durch andre äußere Verhältnisse bedingt. Insbesondere dürfte das fortwährende Verweilen der Fische im kalten Wasser die Neubildung in gewissem Maße beeinträchtigen.

Ich halte es für meine Pflicht, meinem verehrten Lehrer, dem Herrn Prof. Dr. J. Nusbaum, auf dessen Anregung und unter dessen Leitung ich diese Arbeit unternommen und durchgeführt habe, meinen aufrichtigen Dank abzustatten.

Lemberg, im September 1907.

Zur Kenntnis des Genus Ophiopsila Forb.

Von

Dr. A. Reichensperger
in Bonn.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Bonn.)

Mit Tafel X und drei Figuren im Text.

Gelegentlich eines mehrmonatigen Aufenthaltes an der zoologischen Station zu Neapel erhielten Dr. MANGOLD und ich, dank der liebenswürdigen Bemühungen des bewährten Konservators, Herrn Dr. LO BIANCO, eine größere Anzahl der im Neapler Golf heimischen, merkwürdigen Schlangensterne *Ophiopsila annulosa* Ltk. und *Ophiopsila aranea* Fbs. MANGOLD, der sich in physiologischer Hinsicht vornehmlich mit den Leuchterscheinungen bei diesen Arten beschäftigte — die interessanten Ergebnisse seiner eingehenden Studien sind an andrer Stelle veröffentlicht worden (PFLÜGERS Archiv, Bd. CXVIII, S. 613—640) —, machte mich auf verschiedene Eigentümlichkeiten der genannten Formen aufmerksam, die mir einer näheren Untersuchung wert erschienen.

Beide Arten leuchten bei Berührung oder sonstigem Reiz in grünlich phosphoreszierendem Glanz auf, eine Erscheinung, die sich bereits bei einigermaßen gedämpftem Tageslicht, am schönsten aber bei Dunkelheit, beobachten läßt. Diese Lichterscheinung ist bei frischen Tieren ausnehmend hell und dauert in ziemlicher Stärke mehrere Sekunden fort. Die einfache Tatsache des Leuchtens wurde für *Ophiopsila aranea* bereits durch eine Beobachtung GRUBES festgestellt, 1864, S. 62; von *Ophiopsila annulosa* berichtet sie erst Dr. LO BIANCO in den Mitteilungen der zoologischen Station zu Neapel, Bd. XIII, 1899. Die bei der Untersuchung der leuchtenden Stellen vorgefundenen Verhältnisse werden in einer weiteren Veröffentlichung folgen, da ich hiermit noch nicht zum vollen Abschlusse gekommen bin. In folgendem möchte ich mich zunächst den von MANGOLD bereits physiologisch untersuchten, den Ophiopsilen eigentümlichen Wimperstacheln zuwenden, um dann näher auf

den feineren anatomischen und histologischen Bau andrer Körperteile der beiden Arten einzugehen. Die wenigen älteren Angaben darüber mögen durch die folgenden Zeilen ergänzt werden.

Die Arbeiten wurden in der zoologischen Station zu Neapel begonnen und im zoologischen Institut der Universität Bonn fortgesetzt.

Dem hohen Kgl. preußischen Kultusministerium erlaube ich mir hiermit meinen Dank auszusprechen für den mir an der Neapler Station zugewiesenen Tisch. Desgleichen bin ich Herrn Geh. Rat DOHRN für sein überaus liebenswürdiges Entgegenkommen und Interesse zu Dank verpflichtet und nicht minder Herrn Dr. ERNST MANGOLD für viele freundliche Anregungen.

Methode. Da das Entkalken in Alkohol unter Zusatz von Salpetersäure sowie Entkalkung in Chromsäure usw. trotz aller Vorsicht oft nur unbefriedigende Resultate gab, wandte ich mit geringer Umänderung das von ROUSSEAU 1897[1] vorgeschlagene Verfahren an, nach einer Einbettung in Celloidin rasch zu entkalken. Ich setzte auf 100 Teile Alkohol etwa 20—25 Teile 25 %iger Salpetersäure zu. Nach dem Auswaschen in 95 %igem Alkohol unter Zugabe präcipierten Calciumkarbonats führte ich in absoluten Alkohol über und entfernte das Celloidin bis auf ganz geringe Spuren. Dann folgte Chloroform — Chloroform-Paraffin — Paraffin. Dieses Vorgehen hat die Vorteile sichersten Entkalkens, ausgezeichneter Erhaltung der Gewebe, und endlich bequemen Schneidens.

Gefärbt wurden die Schnitte vorzugsweise mit Eisenhämatoxylin-Rubin und mit Thionin-Eosin; Pikrokarmin und Triacidgemische lieferten je nach der Konservierung mehr oder weniger günstige Resultate.

I. Wimperstacheln und Wimperstreifen.

A. Ihre Verbreitung und Funktion.

1) *Ophiopsila annulosa*. Betrachten wir die *Ophiopsila*-Arten von der Ventralseite, so fallen uns seitlich der Tentakel, proximal neben ihnen gelegen, je zwei merkwürdige stachelartige, Ambulacral- oder Tentakelschuppen genannte Gebilde auf, deren inneres sehr lang und dolchförmig ist und bereits den älteren Forschern der Form nach wohlbekannt war. Unter dem Namen *Ophianoplus annulosus* beschrieb zuerst M. SARS 1857 in seiner »Middelhavets Litoral Fauna« unsre

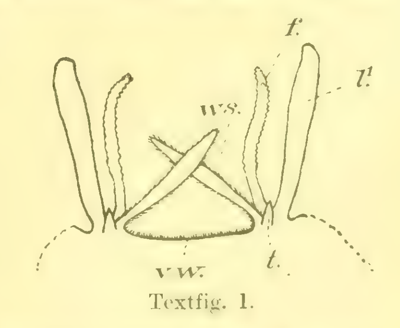
[1] Zeitschr. f. wiss. Mikr. Bd. XIV, S. 270.

Ophiopsila und bildete sie von Rücken- und Bauchseite ab; ferner brachte er Armstücke, von oben, unten und im Querschnitt gesehen, zur Darstellung, jedoch seltsamerweise stets ohne Tentakel. Die oben erwähnten dolchförmigen Gebilde nennt er innere und äußere Fodpapiler (1857, S. 83 und Taf. I, Fig. 2—7).

Ausführlicher berichten über unser Tier BRADY und ROBERTSON 1869, S. 335, welche fast die gleichen Abbildungen wie SARS geben. Ihre Beschreibung der Lage der »Fodpapiler« möchte ich hier wiedergeben, da sie sehr anschaulich ist: On the lower surface of the ray, immediately within or on the near side of the tentakle-pores (therefore not in a line with the lateral spines) are two foot-papillae: these are quite unusual form, not being squamous, but spinous or cylindrical with pointed ends: the outermost are very small; the inner, which are four or five times as long, or nearly as long as the lateral spines, but much more slender, have their apices directed forward and inwards so that they cross those of the corresponding papillae of the opposite side.

LYMAN 1882, S. 652 sagt in seiner Tabelle für die Gattung *Ophiopsila* nur: Lowest tentakle scale very long, like a spatula or a dagger.

Gehen wir nun zu den eignen Beobachtungen, zunächst am lebenden Tier über. Bei Betrachtung von Armteilen der *Ophiopsila annulosa* fiel MANGOLD bereits bei geringer Lupenvergrößerung eine intensive Bewegung und Strudelung des Wassers in der ganzen Ventralrinne, vornehmlich in der Nachbarschaft der größeren Tentakelschuppen auf. Wir stellten sehr bald fest, daß diese Bewegung durch ungemein stark und kräftig ausgebildete Wimpern hervorgerufen wird. Die Wimperung beginnt am Grunde der Außenseite der inneren großen Tentakelschuppen, zieht sich an deren äußerer Schmalseite hoch, geht über den Scheitel nach innen hinunter und läuft quer über die Ventralrinne zur gegenüberliegenden Tentakelschuppe. Nebenstehende, etwas schematisierte Abbildung (Textfig. 1) gibt die genannten Verhältnisse wieder. Es sind bezeichnet: mit l^1 der erste Lateralstachel, mit f die Füßchen, mit t die äußere, mit *ws* die innere Tentakelschuppe; mit *vw* endlich der Wimperstreifen der Ventralrinne. Die inneren Tentakelschuppen möchte ich, zum Unterschiede von den kleinen äußeren, im folgenden stets als Wimperstacheln bezeichnen. Über die doppelte Art der Wimperbewegung



Textfig. 1.

brachte MANGOLD bereits an andrer Stelle Ausführliches 1907, S. 633; erwähnen möchte ich nur kurz, daß die Wimpern sich im Tode fast stets fest an die Stacheln anlegen, daher an konserviertem Material kaum wahrnehmbar sind. Das Vorhandensein des Wimperstreifens verrät sich dann nur durch ein weißliches, dünnes Band.

Beginnen wir nun mit der Untersuchung eines Armendes und gehen von dort zur Scheibe hin, so finden wir betreffs Vorkommen von Wimperstreifen folgendes: Die jüngsten Armglieder bis etwa 2 cm von der Terminalplatte ab entbehren sowohl beider Paare Tentakelschuppen, wie auch der Wimperstreifen. Dann findet sich jedoch bald ein äußerst feines Wimperband, das quer über die Ventralrinne verläuft, während die noch sehr schwach entwickelten Wimperstacheln ohne solches sind. Haben letztere jedoch eine ungefähre Länge von 0,22 mm erreicht, so sind sie zu vollkommenen Wimperstacheln geworden. Äußere Tentakelschuppen sind hier noch nicht vorhanden; sie treten erst weiter proximal auf. Die Wimperstacheln nehmen nun sehr rasch von Glied zu Glied an Größe zu. Die größte Länge, die ich an Wimperstacheln proximaler Armglieder maß, betrug 1,63 mm bei 0,25 mm Breite. An diesen wird die Größe der einzelnen Wimpern erstaunlich; sie sind bis zu 0,13 mm lang und besitzen an der Basis eine Breite von 0,003—0,004 mm. Nach oben zu laufen sie in eine Spitze aus. Fig. 1, Taf. X zeigt ein Stück aus einem Wimperstachel kurz nach dem Absterben und veranschaulicht die verhältnismäßig riesige Gestalt der Wimpern. Beträgt doch ihre Länge annähernd die Hälfte der Breite des recht ansehnlichen Stachels, ja überschreitet dieselbe noch häufig. — Je näher wir der eigentlichen Scheibe kommen, um so kräftiger werden die Wimperstreifen; zwischen den Mundtentakeln endlich zeigt sich ein breiter Wimperbelag. Merkwürdig ist die nun zutage tretende Erscheinung, daß in der Nähe des Mundes, und vor allem in der Nähe der Bursalspalten, auch die Lateralstacheln die Fähigkeit zeigen, Wimperbänder zu bilden, was MANGOLD entgangen ist. Meist bemerkt man auf dem Lateralstachel I zwei parallele, von oben nach unten laufende kleine Wimperstreifen; auf dem Lateralstachel II ist in der Regel nur ein solcher Streifen vorhanden; ebenso weisen die äußeren eigentlichen Tentakelschuppen je ein Wimperband auf, jedoch nur die der ersten adoralen drei bis vier Armglieder. Mir scheint dies mit ein Beweis dafür zu sein, daß Tentakelschuppen und Stacheln hier einer Natur und nur in ganz verschiedenen Richtungen ausgebildet sind, wie das bereits HAMANN 1900, S. 789 sagt: »Die Tentakelschuppen sind echte Stacheln, die zu einem bestimmten Zweck umgestaltet werden.« — Unsre Wimperstacheln sind aber auch sehr

beweglich; sie sind imstande sich senkrecht aufzustellen und schräg niederzusenken (vgl. auch MANGOLD 1907, S. 639); sie dürfen deshalb genau genommen nicht mehr als echte Ambulacralschuppen bezeichnet werden, da nach HAMANN 1900, S. 789 die Squamula ambulacralia im Gegensatz zu den Stacheln unbeweglich sind. Die Wimperstacheln bilden bei unserm Tier einen Übergang zwischen eigentlichen Stacheln und echten Tentakelschuppen. An den distalen Armteilen ist dies auch bei rein äußerlicher Betrachtung zu erkennen. Es wird dort die Ähnlichkeit zwischen Wimper- und Lateralstacheln täuschend, da einmal Form und Größe fast gleich sind und außerdem die Wimperstacheln, je schwächer ihre Wimperstreifen werden, um so mehr pigmentiert sind; an den proximalen Armteilen haben sie bei *Ophiopsila annulosa* niemals Pigment, sondern sind durch ihre weißliche Färbung sofort von den Lateralstacheln unterscheidbar. An den am meisten distal gelegenen Armteilen aber lassen sich eine Menge Übergänge und Zwischenglieder finden. Bei Besprechung des Kalkskelets komme ich hierauf zurück, da dort die Beziehungen am klarsten hervortreten.

Die im vorhergehenden geschilderten Verhältnisse in der Verteilung der Wimperbänder bringt Fig. 2, Taf. X zur Darstellung. Wir sehen dort ein Fünftel der Scheibe von *Ophiopsila annulosa* von der Ventralseite aus: den Beginn eines Armes sowie den der Madreporenplatte benachbarten Interradialbezirk; alle Wimperstreifen sind tiefschwarz eingetragen. Die Ränder aller Bursalspalten zeigen starke Wimperbänder; die in ihrer Nähe stehenden Lateralstacheln sind ebenfalls bewimpert wie umstehende, mit ZEISS, Obj. A, Oc. 2 entworfene Textfig. 2 zeigt. Am auffälligsten ist aber die Menge von Wimperbändern in dem der Madreporenplatte anliegenden Interradialbezirk der Scheibe. Man findet dort mitunter 25—30 mehr oder weniger stark entwickelte Streifen, in deren Verlauf ich keinerlei Gesetzmäßigkeit feststellen konnte; in den vier andern Interradialbezirken sind nur sehr wenige und schwach entwickelte vorhanden. Alles in allem, scheint mir, hat das Epithel bei unserm Tier wie bei den Asteriden offenbar die Fähigkeit, überall Wimperzellen zu bilden. Eigentümlich ist nur das Bestreben, solche Zellen gleichsam zu konzentrieren, so daß Streifen entstehen, während doch bei den Asteriden und Echiniden z. B. fast das gesamte Epithel als wimperndes auftritt. Der Annahme SIMROTHS jedoch, 1876, S. 431 ff., daß besonders zarte Wimpern vielleicht auch bei den Ophiuriden auf der gesamten Körperoberfläche mit Ausnahme der Stachelenden vorkommen, kann ich nicht beipflichten. Ich habe, angespornt durch obige Befunde, auch bei *Amphiura*, *Ophiocnida* und

Ophioglypha sowohl an frischem, wie an verschieden konserviertem Material nach Wimperepithelzellen auf der Körperoberfläche gesucht, allein mit durchaus negativem Erfolg. So bleibt HAMANNS bereits in BRONNS Klassen 1900, S. 784 für die Allgemeinheit aufgestellter Satz: »Ein Wimperbesatz fehlt den Ophiuren«, zu Recht bestehen. Bei der Besprechung der histologischen Verhältnisse werden wir sehen, daß



Textfig. 2.

zwischen unsern Wimperzellen und denen der Asteriden und Echiniden bedeutsame Unterschiede bestehen.

Die Funktion der Wimperstreifen ist wohl eine vielfache und läßt sich meiner Ansicht nach aus ihrer Lage und Verteilung erschließen. An den Armteilen dienen sie einmal zur Reinigung der Tentakel mit ihren weiter unten zu besprechenden Sinnesknospen, sodann wohl zur Freihaltung der Nahrungs- und Wasserbahn. Daß sie bei der ständigen Wassererneuerung für das Wassergefäßsystem eine große Rolle spielen, läßt sich schon aus der auffälligen Menge von Wimperstreifen in der Nähe der Madreporenplatte mit Sicherheit folgern. Nicht minder

befördern sie die Atmung, die bekanntlich der Hauptsache nach in den Bursae vor sich geht. Auf letztere Funktion weist HAMANN 1889, S. 15 hin. Er fand bei *Ophioglypha* sowohl in der Bursalwand lange Wimperzellen, als auch in den Genitalspalten zahlreiche feine Wimperstreifen, also ähnliche Verhältnisse wie bei unserm Tier. Aus Textfig. 2 ist deutlich wahrnehmbar, wie sich das Körperepithel in die Genitalspalte hineinzieht und es dort wiederum zur Bildung allerdings ungleich schwächerer Wimperstreifen kommt, als auf der außenliegenden Körperwand. Man kann nach allem wohl auch den Schluß ziehen, daß die Wimperung bei der Beförderung der Geschlechtsprodukte in das Meerwasser gute Dienste leistet. Daß die Ernährung erleichtert wird, da mit dem durch die Wimperung verursachten ziemlich starken Strom Mengen von Organismen, kleinen Krebsen usw. zur Mundöffnung hingeführt werden, davon konnte ich mich am lebenden Tier durch den Augenschein überzeugen. Ich kann hier mit MANGOLD, der die Frage nach der Funktion der Wimpern offen läßt, durchaus nicht übereinstimmen, vornehmlich nicht in dem Satze 1907, S. 639: »Zum Weiterbefördern von corpusculären Elementen entlang der Arme kann sie (die Wimperung) nicht dienen, da sie in jedem Wirbel nur über einen schmalen Streifen zieht; das Putzen der Ventralfläche scheinen die Füßchen prompt allein zu besorgen, und irgendwelche Lebensäußerungen, welche die Ophiopsilen von allen übrigen Ophiuren unterschieden, kennen wir nicht.« Gegen den letzten Teil des Satzes läßt sich nichts einwenden; bedenkt man aber einmal, daß unser Tier mit Vorliebe sich im Boden eingräbt, oder sich zwischen Felsen und Steine eng einklemmt, um dort scheinbar regungslos lange zu verharren, dann aber auch, daß die Wimpern ausnahmsweise kräftig und beweglich sind, sowie, daß vermöge der beweglichen Wimperstacheln ein förmlicher Wimpergang auf der Ventralseite der Arme geschaffen werden kann, so wird ohne weiteres klar, wie wichtig die gesamte Einrichtung als Schafferin und Erhalterin des Atmungs- und Nährstromes ist. Daß auch für die Reinigung der Ventralfläche die Wimperung geeigneter ist, wie die empfindlichen, vornehmlich in den distalen Anteilen überreich mit nervösen Elementen ausgestatteten Tentakel, dürfte einleuchtend sein.

2) *Ophiopsila aranea*. Bei dieser sehr viel kleineren und beweglicheren Art sind Wimperstreifen nicht annähernd so zahlreich und verbreitet wie bei der vorigen und naturgemäß entsprechend schwächer ausgebildet. In der Hauptsache bleiben sie auf die Arme beschränkt. Es beträgt dort die Länge der Wimperstacheln bis 0,72 mm, bei einer

Breite von 0,17 mm. Die Wimpern selbst haben die recht ansehnliche Länge von etwa 0,07 mm. Wie bei *annulosa* zieht ein Wimperstreif vom Fußende eines Stachels zu dem des gegenüber gelegenen hin. Auch hier entbehrt das Armende der Tentakelschuppen wie der Wimperstacheln. Niemals gelang es mir, an Lateralstacheln in der Nähe der Mundöffnung Wimpern aufzufinden, ebensowenig in dem der Madreporenplatte benachbarten Interradialbezirk der Scheibe; wohl aber sind kleinere Wimperstreifen an den Bursalspalten vorhanden, und ein feiner Wimperzellenbelag zieht sich mit dem Körperepithel in dieselben hinein. Ein Unterschied der Wimperstacheln von denen der *annulosa* besteht darin, daß dieselben bei *aranea* fast immer, auch in den proximalen Teilen des Armes, ziemliche Mengen schwarzbraunen Pigmentes aufweisen, welches, wie oben erwähnt, bei *annulosa* ganz fehlt. Im Kalkskelet, sowie im histologischen Bau sind außer den Größenverhältnissen keine Unterschiede vorhanden, so daß ich im folgenden Abschnitt beide Arten gemeinsam behandeln kann.

B. Innerer Bau und Histologie.

(*Ophiopsila annulosa* und *aranea*.)

Wollen wir zunächst den Bau, wie auch die Entstehung des Kalkskelets der Wimperstacheln ins Auge fassen, so wenden wir uns dem Armende zu. Dort finden wir jegliches Jugendstadium der Lateralstacheln vertreten. Das erste mit Lupenvergrößerung erkennbare Stadium zeigt ein einfaches, fast dreieckiges, in der Mittellinie wenig gewinkeltes Kalkplättchen mit weiten Maschen und schwach angedeutetem Kiel. Annähernd dasselbe Skelet zeigen die Tentakelschuppen der proximalen Armteile, die auf diesem Stadium stehen bleiben, Fig. 8*a*, Taf. X. Bei den Lateralstacheln bildet sich der Kiel weiter aus, so daß wir ein Skeletbild erhalten, wie Fig. 8 *b'* in toto, 8 *b* im Querschnitt zeigt. Sodann wird durch ein viertes Stäbchen in Verlängerung des ursprünglichen Kieles über die Stachelachse hinaus (siehe den punktierten Umriß an Fig. 8 *b*) ein vierstrahliges Bild erzeugt. Diese Skeletformation des Lateralstachels ist der des Wimperstachels gleichwertig und fast gleich. Betrachten wir nämlich die Fig. 8 *c* und *c'*, Taf. X, so sehen wir dort das Skelet eines zur Entfernung der Weichteile mit schwacher Kalilauge behandelten Wimperstachels und darüber (*c*) einen Querschnitt durch einen solchen von oben gesehen, der etwa in Höhe der punktierten Linie genommen wurde. Die Kreuze an den Figuren bezeichnen die Lage der Wimperstreifen. Die prinzipielle Übereinstimmung von *b* und *c* ist ohne weiteres klar. Durch ferneres Ansetzen von

Stäbchen in den Winkeln an der Stachelachse verstärken sich die Lateralstachel; es haben sich inzwischen auch von unten nach oben hin allmählich Querbrücken zwischen den einzelnen Stäbchen gebildet; bis schließlich der ausgewachsene breite Lateralstachel zustande kommt, der ziemlich stark abgeplattet ist und einen ovalen Querschnitt aufweist.

Die Ansicht Mangolds, die Skeletsubstanz der Wimperstacheln zeige einen **S**-förmigen Querschnitt 1907, S. 630, entspringt wohl der Betrachtung seiner von Herrn C. Amati entworfenen Fig. 12, nach welcher allerdings der Stachel besagten Querschnitt zeigt. Jedoch ist es der dichten Wimperstreifen wegen fast unmöglich, am ganzen unversehrten Stachel den Skeletbau zu erkennen. Dieser wird erst klar, wenn die Weichteile entfernt sind und man die Kalkgerüste in jeder Lage unter der Lupe untersucht. Nur dadurch gewinnen wir die Sicherheit, daß der Querschnitt in der Mitte des Stachels ein etwas verschoben kreuzförmiger ist. Durch die Verschiebung der Balken gegeneinander, die eine regelmäßig auftretende Erscheinung ist, wird bewirkt, daß der nach außen am Wimperstachel in der mit ± bezeichneten Rinne verlaufende Wimperstreifen stets etwas stärker entwickelt ist wie der nach innen gelegene +.

Betrachten wir nun den histologischen Bau eines Wimperstreifens etwas näher und beginnen wir zu dem Zweck am Fuße eines Wimperstachels, und zwar an der nach außen gelegenen Seite, wo der Wimperstreifen seinen Anfang nimmt. Bekanntlich sind die Epithelzellen der Ophiuren im allgemeinen nur bei ganz jungen Tieren deutlich voneinander zu trennen. Sie pflegen dann kubische Gestalt zu besitzen, während später die Zellgrenzen sich verwischen und an Stelle des einschichtigen Epithels nur eine feinkörnige Substanz erkennbar ist, in der die Kerne lagern (vgl. Hamann 1900, S. 784). Von dieser Regel macht die erwachsene *Ophiopsila* einige Ausnahmen. Jedesmal nämlich, wenn das Epithel zur Bildung eines Wimperstreifens übergeht, werden die einzelnen Zellen deutlicher erkennbar. Sie strecken sich stark in die Länge und werden mehr und mehr cylinder- und endlich fadenförmig. Ihre Anzahl nimmt ungeheuer und ziemlich plötzlich zu, die Kerne rücken an die Basis der Zellen. Hier kommt es nun auch zur Ausbildung einer starken Basalmembran, die den Wimperstreifen scharf von dem darunterliegenden Gewebe sondert, während sonst eine Basalmembran dem Epithel der Ophiuren allgemein fehlt; vgl. Hamann 1900, S. 784.

Werfen wir einen Blick auf die Fig. 3 und 4, Taf. X, die einen Querschnitt durch einen Wimperstachel und einen Längsschnitt durch

die obere Hälfte eines solchen darstellen. Auf ersterer erkennen wir die im Querschnitt etwa urnenförmige Gestalt der Wimperstreifen. Nach der Außenseite zu laufen die Zellen zusammen und vereinigen sich in einer Art enger Rinne, von der weiter unten die Rede sein soll. Nach innen zu nehmen sie an Dicke zu und erreichen den stärksten Umfang an der Basis, wo der langovale, zuweilen fast biskuitförmige Kern lagert. Wie bedeutend die Umgestaltung ist, die sich mit den Epithelzellen vollzogen hat, erkennen wir sowohl aus dem ganzen Zellhabitus, wie insbesondere deutlich am Verhalten der Kerne. Während dieselben sonst fast vollkommen kugelig sind und bei Tinktion aufs schönste die Centralkörper hervortreten lassen, werden sie innerhalb des Wimperstreifens langgestreckt und zeigen keinerlei bestimmbare Einzelheiten. Ihre Substanz bindet jegliche Kernfarbstoffe so energisch, daß es mir selbst mittels Eisenhämatoxylin- oder Thioninfärbung mit folgendem stundenlangen Ausziehen nicht gelang, einen Einblick in den inneren Bau zu tun. Die Zellen selbst sind mit einer feinkörneligen Masse erfüllt, wie Fig. 5, Taf. X zeigt.

Was diese umgeformten Epithelzellen aber vornehmlich ausauszeichnet, ist der Besitz ungeheurer Wimpern, deren Länge, wie oben bereits erwähnt, über 0,1 mm betragen kann, bei einer Basisbreite von 0,003—0,004 mm. Die Länge der Zellen selbst dagegen beträgt nur bis 0,08 mm. Genauere Untersuchung zeigt, daß wir es mit einer meines Wissens bisher bei Echinodermen überhaupt unbekannten Einrichtung zu tun haben. Die Riesenwimpern, die sich uns, wie schon Mangold berichtet und abbildet, 1907, S. 633 und Fig. 13 *a* u. *b*, bei einer Vergrößerung mit Zeiss C 2 bereits als dicke durchsichtige Borsten mit deutlich wahrnehmbaren Konturen darstellen, sind nämlich nicht jeweils einfach, sondern das Produkt eines ganzen Zellkomplexes. Jede Zelle bildet ein überaus langes, feines Wimperhaar aus, Fig. 5; eine bedeutende Anzahl solcher feinster Härchen tritt zusammen, und ihre Gesamtheit verschmilzt zu einer kompakten dicken Wimper, in der die einzelnen Elemente nicht auseinander zu halten sind. Hiervon kann man sich unschwer durch Macerationsversuche wie auch durch Schnittserien überzeugen. Jede Behandlung mit scharfen Reagenzien löst die kräftige Wimper in ihre einzelnen, überaus feinen Bestandteile auf; ich fand auch kein besseres Fixationsmittel, das sie tadellos erhielt. Nur bei frischen, oder bei vorsichtig in ansteigendem Formol oder Alkohol konservierten Stacheln ist die ursprüngliche Form der Wimpern ersichtlich; durch Entkalken werden sie selbstredend jedesmal aufgelöst. Ein Blick auf unsre Tafel verdeutlicht die Beschreibung. Wir sehen

einmal in Fig. 1 die vollständigen Wimpern am nicht entkalkten frischen Stachel erhalten; bei den andern nach Schnitten gezeichneten Fig. 3, 4 und 5 bemerken wir die einzelnen feinen Wimperhärchen, wie sie von den einzelnen Zellen ausgeschieden wurden. Sehr junge Stadien von *Ophiopsila* konnte ich leider nicht erhalten; ich bin überzeugt, daß solche interessante Einblicke in Bildungs- und Verwachsungserscheinungen der Wimpern gewähren würden.

Alles in allem genommen liegen hier sehr ähnliche Verhältnisse vor, wie bei den Ruderplättchen der Ctenophoren. Wie dort stehen die zusammengesetzten Wimpern in einer Art Rinne, und der ganze Habitus der Ctenophoren-Rippenpolster erinnert sehr an die Wimperstreifen unsres Tieres. Während aber bei den Ctenophoren der Übergang der Polsterzellen in das benachbarte Epiderm schroff ist, Schneider 1902, S. 279, finden wir bei unserm Tier langsamere Übergänge; auch haben die Wimperstreifen keinerlei deckendes Epithel mehr, wie das bei dem Rippenpolster der Fall ist; bei *Ophiopsila* bildet vielmehr die zu äußerst gelegene Wimperzelle zugleich die Decke, Fig. 4.

Der Bau der Wimperhaare ist nur schwer zu erkennen. Feststellen läßt sich jedoch, daß jede Zelle im allgemeinen nur eine Wimper entsendet, und außerdem habe ich mich mit ziemlicher Sicherheit davon überzeugen können, daß mindestens ein Basalkorn am distalen Zellende vorhanden ist, dort, wo die Wimper der Zelle entspringt, Fig. 5. Die Wimperhaare verfeinern sich in ihrem Verlauf noch etwas, während sie bei den Ctenophoren gleichmäßig dick sind; anderseits stimmen sie darin mit diesen überein, daß sie sich bei der Verschmelzung durchflechten und umschlingen, wenn auch nicht in gesetzmäßiger Weise, wie bei vielen Ctenophoren-Ruderplättchen, was durch Samassa 1892, S. 184 festgestellt wurde.

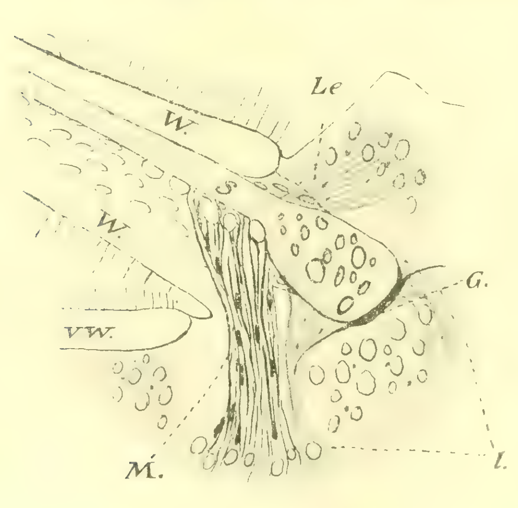
Die vorstehend gegebene Schilderung eines Stachel-Wimperstreifens ist gleichmäßig auf alle Wimperbänder der beiden *Ophiopsila*-Arten anwendbar; schwankend sind nur die Größenverhältnisse und unter Umständen der mehr oder weniger langsame Übergang von Epithel zu Wimperstreifen. Seltsamerweise ist dieser am plötzlichsten, wo ausnahmsweise solche Streifen entstehen, wie z. B. an den Lateralstacheln in der Nähe der Scheibe.

Die Beschreibung Mangolds 1907, S. 632 macht es wahrscheinlich, daß es sich außer um Wimperzellen innerhalb der Streifen auch um Drüsenzellen handle; an einer andern Stelle spricht er von einer Drüsenschicht der Wimperstacheln. Dem entgegen möchte ich betonen, daß innerhalb des ganzen Bereiches der Wimperbänder niemals eine Drüsen-

zelle oder Secret auffindbar war. Häufig dagegen sah ich auch noch an Celloidinschnitten ganze Reihen und Gruppen kleinster Lebewesen lose an den Streifen und zwischen den Wimpern; ein Zeichen, daß die Wimperstreifen auch der Nahrungszufuhr dienen dürften, wie bereits an andrer Stelle gesagt wurde. Die Besprechung drüsiger Elemente an Lateralstacheln und Füßchen bleibt einer weiteren Abhandlung vorbehalten.

II. Die Stachelgelenke.

1) Wimperstacheln. Im Anschluß an den vorigen Abschnitt erübrigt nun noch, zu zeigen, in welcher Weise die Wimperstacheln mit ihrer Unterlage, den Seitenplatten verbunden sind. Es darf uns nicht wundernehmen, daß ein derart umgeformter Stachel, von besonderer Funktion und Bewegung auch in bezug auf die Insertion Besonderheiten zeigt. Während die eigentliche Tentakelschuppe ohne Eigenbewegung ist, besitzt der Wimperstachel die bereits von Mangold 1907, S. 638 geschilderte Fähigkeit, sich von senkrechter Stellung aus selbsttätig schief zur Ventralfläche hin niederzusenken. In dieser Stellung kreuzt er sich dann mit dem gegenüberliegenden Wimperstachel. Mangold schreibt zwar auch seinem »Nebenstachel«, d. h. der Tentakelschuppe selbsttätige Bewegung zu, op. cit. S. 616; dies widerspricht aber sowohl allen früheren an Tentakelschuppen gemachten Befunden wie auch den meinigen. Die Schuppe sitzt einfach mittels Ligaments dem Kalkgewebe ohne aktive Beweglichkeit fest auf.



Textfig. 3.

Das glatt polierte Fußende des Wimperstachels dagegen ruht in einer seichten Gelenkgrube der Seitenplatte, die in obenstehender Textfig. 3 mit *G* bezeichnet ist. Zur Befestigung dienen zwei seitliche Ligamente *l*, die jedoch eine weite Verschiebung zulassen. Weit oberhalb des Fußstückes inserieren am verjüngten Skeletstab *S* des Stachels

einerseits ein starkes elastisches Ligament *Le*, anderseits ein verhältnismäßig stark ausgebildeter Muskel *M*. Letzterer hat die Fähigkeit, sich auf etwa die Hälfte seiner größten Länge zu kontrahieren, wie sich durch Messung an Schnitten feststellen ließ. Hat er sich vollständig kontrahiert, so liegt der Stachel beinahe der Ventralfläche auf. Das Aufrichten geschieht bei Erschlaffung des Muskels durch das gegenüberliegende elastische Band *Le*. Infolge davon, daß der Muskel verhältnismäßig hoch am Stachel proximal inseriert, anderseits etwas distal vom eigentlichen Stachelgelenk in der Kalkgrundsubstanz haftete, wird bewirkt, daß der Stachel in schiefer Richtung, seine Spitze dem Armende des Tieres zugeneigt, niedergezogen wird. Diese Einrichtung verhindert, daß die inneren Wimperstreifen der Stacheln *W*, sich dem quer über die Ventralrinne verlaufenden Streifen *vw* auflegen, so daß auch bei niedergelegtem Stachel die Wimperbewegung keinerlei Störung erleidet. Die Innervierung geschieht durch einen feinen Nervenfaserstrang, der seinen Ursprung von dem Nervus pedalis zu nehmen scheint. In der Nähe des Muskels kommt es zur Bildung eines sehr schwach entwickelten Ganglions.

Die weitgehende Umformung einer Tentakelschuppe, wie wir sie in unsern bisher behandelten Wimperstacheln vor uns haben, steht nicht allein. Eine gleich starke Umbildung besteht bekanntlich z. B. bei *Trichaster elegans*, bei dem etwa vom 30. Tentakelporus jeden Armes an die beiderseitigen Paare Tentakelschuppen zu Haken geworden sind, die einem Stiele gelenkig aufsitzen und die wie unsre Wimperstacheln einen komplizierten Bewegungsapparat aufweisen, vgl. LUDWIG 1878a, S. 61.

2) Lateralstacheln. Auf den ersten Abbildungen, die von Skeletteilen unsres Tieres genommen sind, stellt SARS für jeden Seitenstachel auf den Seitenplatten nur je einen Gelenkhöcker dar 1857, Taf. I, Fig. 2—7. Desgleichen bilden BRADY und ROBERTSON, 1869, Taf. XXII, Fig. 1, einfache Knöpfe als Gelenkhöcker ab. Im allgemeinen pflegen ja auch die Stacheln der Ophiuren auf einem Gelenkkopf eingerenkt und nur im geringen Maße beweglich zu sein (HAMANN in BRONN, 1900, S. 786). Gleichfalls schreibt CUÉNOT in bezug auf die Stacheln 1891, S. 359: leurs mouvements sont peu étendus et se réduisent à une rotation sur leur base. Wie liegen nun die Verhältnisse bei unsern Tieren? Bereits MANGOLD stellt 1907, S. 630 einen am Stachelende vorhandenen Zapfen fest, der »allein ein peripherwärts, d. h. ein distal der Armspitze zugewendetes Umlegen der Stacheln gestattet«. Auch bildet er für jeden Stachel zwei Gelenkhöcker ab, op. cit. Fig. 10.

In Wirklichkeit sind deren aber je drei vorhanden, oder, richtiger gesagt, zwei Gelenkwälle und zwischen diesen ein Höcker. Fig. 6, Taf. X stellt einen Teil des Kalkskeletes einer rechten Seitenplatte von der adoralen Seite aus gesehen dar. Die Wälle gehen über die periphere Krümmung der Lateralplatte weg und laufen an der aboral gelegenen langsam aus. Ihre Oberfläche ist gleichwie die Oberfläche des Höckers und die Gelenkfläche des Stachels hochglänzend poliert. Der zum Stachel gehörige mäßig starke Muskel inseriert einerseits an dem Zapfen, anderseits am Fuße des mittleren Höckers, wo sich auch das Ganglion unmittelbar am Muskel befindet, vgl. Fig. 7, Taf. X. Die Gelenkwälle stehen überall durch Ligamente mit der Stachelbasis in Verbindung. Eine laterale Bewegung des Stachels wird außer durch diese auch noch durch zwei geringe Erhebungen auf seiner Gelenkfläche, die in die Zwischenräume zwischen Wällen und Höcker eingreifen, unmöglich gemacht; so kann nur die von Mangold, op. cit. S. 630 bereits geschilderte Bewegung zustande kommen.

III. Wassergefäßsystem.

(*Ophiopsila annulosa* und *aranea.*)

1) Madreporenplatte und Steinkanal. Den oft verwickelten Bau des Wassergefäßsystems der Ophiuren zu erkennen, ist keine leichte Aufgabe, und so finden wir denn auch in der Literatur verschiedene Ansichten über die Kommunikation der einzelnen Teile desselben, sowie über seine etwaige Verbindung mit dem Achsensinus vertreten. Ich möchte hier über meine Befunde bei beiden Ophiopsilen berichten und dabei auf die früheren Beschreibungen bei andern Arten zurückgreifen.

Nach allen bisherigen Untersuchungen schwankt die Zahl der Poren auf der Madreporenplatte, selbst bei nahe verwandten Arten, beträchtlich. Meist sind wenige Poren, eine bis drei, vorhanden; doch fand bereits Le Conte deren acht bei *Ophionereis annulata* Lym., und zwar, wie er bemerkt, am Rande entlang befindlich, 1825, S. 318. — Bei drei Exemplaren von *Ophiopsila annulosa*, die ich daraufhin untersuchte, stellte ich nun gar zweimal zwölf und einmal elf äußere Poren fest, während *Ophiopsila aranea* niemals mehr wie deren höchstens drei zeigte. Gleich *Ophionereis* hat auch *Ophiopsila annulosa* die Poren längs der den Radien zugewandten Ränder der Madreporenplatte verteilt, ein Verhalten, das in Fig. 2, Taf. X erkennbar ist. Folgen wir den Porenkanälen nach innen zu, so bemerken wir, wie sich dieselben zu Gruppen von zweien oder dreien verbinden, um endlich alle zusammen in einem

größeren Raum, einer Art Ampulle zu münden, Fig. 9. Eine echte Ampulle mit flachem Epithel ist nämlich bei unsern Tieren nicht vorhanden; es kommt vielmehr zur Bildung eines nicht sehr dicken, aber vielverzweigten Sackes, dessen Zipfel nach der dorsalen Seite hin den ganzen Interradialmuskel durchsetzen. Diese Zipfel sind sämtlich blind geschlossen, mit Ausnahme eines distalen seitlichen, welcher sich in den Steinkanal fortsetzt. Letzterer macht eine seitliche Krümmung und zieht, im Halbkreis um den Interradialmuskel biegend, zum Wassergefäßring hin. — Bei *Ophioglypha* fand HAMANN ebenfalls keine eigentliche Ampulle, sondern auch mehrere, von den vereinigten Porenkanälen abgehende Äste, die alle blind enden und hohes Epithel zeigen, 1889, S. 36 und Fig. 15, Taf. V. Diese Ausbuchtungen dürften meiner Meinung nach die fehlende Ampulle ersetzen und einen gleichmäßigen Wasserzustrom für das Wassergefäßsystem begünstigen. — Bei vielen andern Arten flacht sich in der echten Ampulle das Epithel ganz ab; es wird zum Plattenepithel, wie CUÉNOT 1891, S. 537 das von *Ophiothrix* beschreibt. Dagegen sind bei *Ophiopsila annulosa* alle Teile des Wassergefäßsystems mit hohem typischen Wimperepithel ausgestattet, auch die Ausbiegungen und Zipfel sind innen von ihm ausgekleidet. Die Höhe des Epithels der letzteren steht dem der Porenkanäle nur wenig nach.

Nach meinen Untersuchungen und Befunden an beiden Ophiopsilen bin ich zu der Überzeugung gekommen, daß das Wassergefäßsystem bei unsern Arten in ein sich geschlossenes Ganze bildet, daß es also mit dem das Axialorgan umgebenden Achsensinus (HAMANNS schlauchförmigem Kanal) in keiner Verbindung steht. Es wird nur mit allen Verzweigungen von diesem Schizocölraum aufgenommen und ist gleichsam in denselben eingekapselt, Fig. 9. Niemals fand ich in dem Achsensinus solche Wanderzellen, Lymphkörper usw., wie ich sie in einzelnen Teilen des Wassergefäßsystems, vornehmlich in den blind geschlossenen Verzweigungen häufig antraf. Diese Tatsache glaube ich als weiteren Beweis für die Geschlossenheit des Wassergefäßsystems in Anspruch nehmen zu können.

In vollkommener Übereinstimmung befinde ich mich mit HAMANN, 1889, S. 35, der bei *Ophioglypha albida* feststellte, daß kein direkter Zusammenhang zwischen seinem schlauchförmigen Kanal und dem Steinkanal vorhanden ist. LUDWIG hatte sich bereits viel früher, 1878b, S. 340 für diese Auffassung ausgesprochen, ohne jedoch zu völliger Gewißheit kommen zu können. Im Gegensatz zu diesen fand CUÉNOT, 1891, S. 537, und später A. RUSSO, 1895, S. 168, ersterer bei *Ophiothrix*, *Ophiactis*, *Ophioglypha*, letzterer bei *Ophiothrix*, eine freie Verbindung

zwischen Porenkanal und Schizocölraum einerseits und Steinkanal und Schizocölraum anderseits.

2) Die Polischen Blasen. Nach den bisherigen Untersuchungen kommen den fünfarmigen Ophiuren stets nur vier Polische Blasen zu. Eine solche fehlt übereinstimmend gemäß allen Berichten regelmäßig dem Interradius *CD*, in welchem Steinkanal und Axialorgan gelagert sind. Hier zeigen wiederum beide Ophiopsilen ein abweichendes Verhalten. Beide sind nämlich als fünfarmige Arten auch im Besitze von fünf gleich stark entwickelten Polischen Blasen. Auch der Interradius *CD* des Axialorgans ist mit einer solchen versehen. Wir sehen dieselbe in Fig. 9 durch gestrichelte Linien bezeichnet. Während einerseits neben dem Axialorgan der Steinkanal verläuft, befindet sich auf der andern Seite, dem genannten Organ dicht anliegend, eine Polische Blase. Bei *Ophiopsila annulosa* verläuft sie mit ihrem sich verschmälernden oberen Ende dicht neben dem Steinkanal und mündet auch unmittelbar neben ihm in den Wassergefäßring, also regulär in der Mitte des Interradius. Bei *Ophiopsila aranea* dagegen divergieren die Schläuche des Steinkanals und der Polischen Blase im allgemeinen beide stark nach den Seiten, so zwar, daß ersterer dicht neben Arm *C*, letztere in der Nähe von Arm *D* mündet.

Den Bau der Wandung fand ich mit der von Ludwig 1878 b und Hamann, 1900, S. 823, gegebenen Beschreibung bei *Ophioglypha* übereinstimmend; vornehmlich die überall am Ringkanal wiederkehrende glattfaserige Ringmuskulatur ist gemäß der Größe der Blasen (bei *Ophiopsila annulosa* bis 1,38 mm lang bei 0,165 mm größter Breite) vorzüglich entwickelt.

3) Die Tentakel. Die Entwicklung der Tentakel, oder besser ihres uns hier hauptsächlich interessierenden Epithels durchläuft drei Phasen, die durch allmähliche Übergänge miteinander verknüpft sind. Stets aber ist das Epithel sehr stark entwickelt. Beginnen wir bei den Mundfühlern, so erkennen wir bereits bei schwacher Vergrößerung, daß dasselbe dort in sich geschlossene, um den Tentakel laufende mächtige Ringwülste bildet. Ähnlich ist die Ausgestaltung des Epithels an den Tentakeln der ältesten Armglieder, jedoch ist es weniger stark entwickelt. Mehr distalwärts werden dann die Wülste durch in der Längsrichtung der Tentakel verlaufende Furchen geteilt, bis es endlich näher der Armspitze zur Ausbildung deutlicher Papillen kommt, wie Hamann solche bei *Ophiothrix* fand, abbildete und Sinnesknospen benannte, 1889, S. 21 und Fig. 3—4, Taf. IV.

Vorzügliche Bilder der Sinnesknospen unsrer Tiere, besonders des Verlaufes der Nervenfasern, gab die Heidenhainsche Eisenhämatoxylinfärbung mit nachheriger Behandlung mittels Rubin. Da der Bau der Knospen von *Ophiothrix* und *Ophiopsila* einige Verschiedenheiten aufweist, möchte ich näher auf die Verhältnisse eingehen. Am klarsten stellen sich die Unterschiede dar durch eine Vergleichung der Hamannschen Fig. 3 und 4 mit meiner Fig. 10, Taf. X. Wie bei *Ophiothrix* haben wir hier einen im Bindegewebe liegenden Längsnerv des Füßchens, der seitlich einen Ringnerv aussendet. Von letzterem aus ziehen die Nervenfasern in die Sinnesknospen hinein, und zwar bei unsern Tieren nicht zu einem soliden Strang vereinigt, sondern gleich von ihrer Ausstrittsstelle am Ringnerv an büschelig verzweigt. Die einzelnen Fasern ziehen an die Basis der Sinneszellen hin. Letztere sind aber nicht mit Wimpern ausgestattet wie diejenigen von *Ophiothrix*, weisen auch anders gestaltete Kerne auf. Während nämlich bei dieser alle Kerne rundlich bis schwach oval sind (vgl. Hamann, 1889, Fig. 4 und S. 22), kann man bei schärferer Vergrößerung an *Ophiopsila* dreierlei Zell- bzw. Kernarten unterscheiden: einmal Ganglienzellen in typischer Form, die ganz vereinzelt am Längsnerv und an seinen Ausläufern, vornehmlich an der Ursprungsstelle der letzteren, gelegen sind, sodann Epithel- bzw. Bindegewebskerne von rundlich-ovalem Aussehen, und endlich sehr langgestreckte Kerne der Sinneszellen mit stark granuliertem, sich dunkel färbendem Inhalt. Die Sinneszellen selbst sind ebenfalls sehr langgestreckt; sie färben sich deutlicher wie die zahlreich vorhandenen Stützzellen, treten einzeln zwischen diesen hervor und haben an ihrer Spitze an Stelle der Sinneshaare eine schwer wahrnehmbare Vorwölbung. Die fehlenden Sinneshaare scheinen mir wohl eine Anpassung an die Lebensweise (Eingraben) des Tieres zu sein.

An den verschiedensten Stellen der nicht mit ausgesprochenen Sinnesknospen versehenen Fühler fand ich ebenfalls im stark verdickten Epithel, vornehmlich an der Spitze, Sinneszellen, wenn auch weniger auffallend ausgestaltet. Sie stehen durch feinste Nervenfasern mit dem Längsnerv in Verbindung. Es ist mir eine Freude, diese von Hamann für *Ophioglypha* 1889, S. 28 festgestellte Tatsache an beiden Ophiopsilen bestätigen zu können, doch sind bei ihnen die Sinneszellen nicht auf die Tentakelspitze allein beschränkt, wie bei ersterer Art.

Es erübrigt noch, betreffs der von Mortensen bei *Ophiopus arcticus* beschriebenen und abgebildeten elastischen Fasern der Tentakel (1893, S. 519 und Fig. 11—13) ein Wort beizufügen. Hamann hatte dieselben bereits 1889 bei *Ophioglypha* wahrgenommen und abgebildet, Fig. 1,

Taf. IV. aber nicht beschrieben. — Bei *Ophiopsila annulosa* treten sie besonders deutlich hervor. Fig. 11 und 12 bringt Lage und Verlauf zur Darstellung. Erstere zeigt einen Tentakellängsschnitt, in dem die Fasern quer getroffen, letztere einen solchen, wo sie tangential berührt werden. Die Fasern laufen in einer homogenen Masse (hellen Membran), die nach außen auf die Längsmuskulatur der Tentakel folgt, in regelmäßigen Abständen ringförmig um den Tentakel. Jede einzelne ist aus äußerst feinen Fäserchen zusammengesetzt. Es handelt sich bei *Ophiopsila* nur um eine Reihe von Fasern, die an der Außengrenze der Membran, jedoch in der Membran selbst gelegen, entwickelt werden. Ich möchte dies betonen, da MORTENSENS Abbildung 11 in Verbindung mit der Beschreibung S. 519 den Anschein erweckt, daß bei *Ophiopus* zwei Reihen von Fasern, eine am inneren, eine zweite am äußeren Membranrand gebildet werden, was bei unsern Tieren niemals der Fall ist.

Fassen wir die Resultate vorstehender Untersuchungen kurz zusammen, so ergibt sich folgendes:

1) Das Epithel der Ophiopsilen hat an vielen Stellen die Fähigkeit starke Wimperstreifen zu entwickeln; besonders ausgebildet werden in dieser Beziehung die inneren Tentakelschuppen (Wimperstacheln).

2) Die Wimperstreifen dienen zur Beförderung der Wasserzufuhr zur Scheibe hin, unterstützen demnach Ernährung sowie Atmung und versorgen das Wassergefäßsystem mit neuer Flüssigkeit.

3) Jede der ausnahmsweise stark entwickelten Wimpern ist das Produkt eines ganzen Zellkomplexes und entsteht durch Verschmelzung vieler einzelner Wimperhärchen in ähnlicher Weise wie die Ruderplättchen der Ctenophoren. Drüsenzellen sind innerhalb der Wimperstreifen nicht vorhanden.

4) Die Wimperstacheln sind durch einen Muskel beweglich und bilden einen Übergang zwischen Lateralstacheln und Tentakelschuppen. Die Lateralstacheln stehen auf je zwei äußeren Gelenkwällen und einem inneren Gelenkhöcker.

5) Das Wassergefäßsystem bildet ein in sich geschlossenes Ganze; es sind bei *Ophiopsila annulosa* in der Regel zwölf, bei *Ophiopsila aranea* eine bis drei Porenöffnungen in der Madreporenplatte vorhanden. Beide Arten besitzen fünf gleichstark entwickelte POLIsche Blasen, während die bisher untersuchten fünfarmigen Ophiuren deren nur vier besitzen.

6) Die Tentakel haben ein stark ausgebildetes Epithel mit Sinnes-

zellen; in den distalen Armteilen sind sie mit Sinnesknospen versehen. Die Ringfasern der Tentakel liegen in einer Reihe angeordnet an der Außengrenze einer homogen erscheinenden hellen Membran.

Bonn, Anfang August 1907.

Literaturverzeichnis.

BRADY and ROBERTSON, 1869. A weeks dredging. London.

L. CUÉNOT, 1888. Études anatomiques et morphologiques sur les Ophiures. Arch. Zool. Exp. Sér. 2, T. VI, p. 33—82.

— 1891. Études morphologiques sur les Échinodermes. Arch. Biol. T. XI, p. 303—680.

AD. ED. GRUBE, 1864. Die Insel Lussin und ihre Meeresfauna. Breslau.

O. HAMANN, 1889. Beiträge zur Histologie der Echinodermen. 4. Heft. Jena.

— 1900—1901. Ophiuroidea in BRONNS Klass. u. Ordn. Lief. 29—40.

C. HELLER, 1868. Zoophyten und Echinodermen des adriatischen Meeres. Wien.

LANG, 1894. Vergleichende Anatomie. Teil 4, Echinodermen. Jena.

LE CONTE JOHN, 1852. Zoological Notes. Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia. Bd. V.

LO BIANCO, 1899. Notizie biologiche. Mitt. zool. Stat. Neapel. Bd. XIII.

HUBERT LUDWIG, 1878a. Trichaster elegans. Diese Zeitschr. Bd. XXXI.

— 1878b. Beiträge zur Anatomie der Ophiuren. Diese Zeitschr. Bd. XXXI.

— 1880. Neue Beiträge. Diese Zeitschr. Bd. XXXIV.

LYMAN, 1882. Ophiuroidea in Report of the scient. Res. Voy. H. M. G. Challenger V.

E. MANGOLD, 1907. Leuchtende Schlangensterne und die Flimmerbewegung bei Ophiopsila. PFLÜGERS Arch. Bd. CXVIII.

TH. MORTENSEN, 1893. Über Ophiopus arcticus Lj. Diese Zeitschr. Bd. LVI.

ACH. RUSSO, 1895. Studii anatomici sulla famiglia Ophiotrichidae. Ric. Lab. Anat. Roma. Vol. IV.

P. SAMASSA, 1892. Zur Histologie der Ctenophoren. Arch. mikr. Anat. Bd. XL.

MICH. SARS, 1857. Middelhavets Litoral Fauna. Nyt. Mag. for Nat. Vol. X.

K. C. SCHNEIDER, 1902. Vergleichende Histologie. Jena.

H. SIMROTH, 1876. Anatomie und Schizogonie der Ophiactis virens Sars. Diese Zeitschr. Bd. XXVII, S. 417—485.

Erklärung der Abbildungen.

Alle Zeichnungen sind mit dem großen ABBÉschen Zeichenapparat entworfen, ausgenommen 8 *a*—*c*.

Buchstabenerklärung:

bg, Bindegewebe;
bk, Basalkörner;
bm, Basalmembran;
d, Membran;

gh, Gelenkhöcker;
gw, Gelenkwall;
k, Kern;
ks, Kalkgrundsubstanz;
lg, Ligament;
lm, Längsmuskel;
ln, Längsnerv;
m, Muskel;
mp, Madreporenplatte;
nf, Nervenfasern;
pb, Polische Blase;
rf, Ringfaser;
stk, Steinkanal;
sz, Sinneszelle;
vws, Ventralwimperstreif;
w, Wimper;
ws, Wimperstreif;
wst, Wimperstachel.

Tafel X.

Fig. 1. Teil eines frischen Wimperstachels von *Ophiopsila annulosa*, die Größe der zusammengesetzten Wimpern zeigend. Zeiss, Obj. C, Oc. 4.

Fig. 2. $^1/_5$ der Scheibe von *Ophiopsila annulosa*, stellt die Verteilung der Wimperbänder dar. *M*, Mundöffnung; *mt*, Mundtentakel, *I* und *II*, Lateralstachel; *ts*, Tentakelschuppe; Lupenvergr.

Fig. 3. Längsschnitt durch den oberen Teil eines Wimperstachels von *Ophiopsila annulosa*, zeigt die Wimpern in feine Wimperhaare aufgelöst. Zeiss C, 4.

Fig. 4. Querschnitt durch die Mitte eines Wimperstachels. *ep*, Epithel. Zeiss, C, 4.

Fig. 5. Zwei isolierte Wimperzellen aus einem Wimperstreifen von *Ophiopsila annulosa*, nach einem Macerationspräparat; Seibert homog. Imm. 1/12.

Fig. 6. Teil einer Lateralplatte mit Stachelgelenken, von der adoralen Seite gesehen. Mit Kalilauge behandelt. Zeiss A, 2.

Fig. 7. Befestigung eines Lateralstachels auf den Gelenkhöckern der Seitenplatte. *gl*, Ganglion, angedeutet an der unteren Insertionsstelle des Muskels; das Ligament *lg* verbindet Gelenkwälle und Stachel; *sph*, Sperrhaken. Von der adoralen Seite gesehen. Zeiss C, 2.

Fig. 8 *a—c*; *a*. Querschnitt durch ganz jungen Stachel etwa gleich der ausgewachsenen Tentakelschuppe. *b*. zweites Stadium; das dritte ist durch punktierte Linie angedeutet; Querschnitt. b^1, ganzer Stachel. *c*. Querschnitt durch das Kalkskelet eines Wimperstachels, in Höhe der punktierten Linie von c^1. c^1, Kalkskelet eines Wimperstachels.

Fig. 9. Teil einer Vertikalschnittserie durch die Scheibe von *Ophiopsila annulosa*; zeigt das Wassergefäßsystem nebst der fünften Polischen Blase *pb*. *Ao*, Axialorgan; *as*, Achsensinus; *gs*, Genitalsinus; *gst*, Genitalstrang; *Mi*, Musculus interradialis ext.; *Po*, Porenöffnungen. Zeiss C, 1.

Fig. 10. Zwei Sinnesknospen von einem quergeschnittenen Tentakel von *Ophiopsila annulosa*. Distaler Teil eines Armes. Stellt die büschelige Verzweigung der zu den Sinneszellen laufenden Nervenfasern *nf* dar. *ksz*, Kern einer Sinneszelle; *sz*, Sinneszelle mit schwacher Vorwölbung. Eisenhämatoxylin-Rubin. Zeiss E, 2.

Fig. 11 und 12. Aus einem Längsschnitt durch einen Tentakel zur Darstellung der Ringfasern *rf*. In 11 sind dieselben quer getroffen, Lagerung nach der Außenseite der Membran hin; 12 ist Tangentialschnitt an der Ringfaserschicht entlang. Beide Vergr.: Seibert, homog. Imm. 1/12.

Die intrauterine Entwicklung des Hamsters bis zum Beginn der Herzbildung.

Von

Arthur Ochs

aus Düsseldorf.

(Aus dem anat. und zoolog. Institut der Königl. Westfälischen Wilhelms-Univ. zu Münster i. W.)

Mit 15 Figuren im Text.

Die Nagetiere bilden im Gegensatz zu vielen andern Ordnungen des Tierreiches eine systematisch gut abgegrenzte Gruppe. Die Wahrheit dieser Tatsache ergab sich aus der Betrachtung der Nager vom morphologischen Standpunkt. Die embryologische Untersuchung ließ jedoch, wie schon FLEISCHMANN (4) auseinandersetzte, manche Bedenken gegen den einheitlichen Bauplan der Nagetiere aufkommen, besonders nach Entdeckung der sogenannten Keimblätterumkehr bei verschiedenen Vertretern dieser Ordnung. Auf Grund dieses Vorganges glaubte man zwei ontogenetisch verschiedene Gruppen unterscheiden zu müssen und stellte die Muriformes (Myomorpha) und Subungulata mit Inversion den Lagomorpha und Sciuromorpha, welche sie nicht aufweisen, gegenüber. Jedoch ist dieser Unterschied in der Tat nicht sehr bedeutend. Denn DUVAL (2) und FLEISCHMANN (3) zeigten unabhängig voneinander, daß die anscheinend inverse Lage der Keimblätter sich bei beiden Gruppen vorfindet, daß sie aber bei der Gruppe der Myomorpha und Subungulata stärker ausgeprägt und schon in weit früheren Stadien vorhanden ist als bei den Lagomorpha und Sciuromorpha. Da man außerdem noch Übergangsformen zwischen beiden Abteilungen fand (FLEISCHMANN [4]), ist die Zugehörigkeit aller Nagetiere zu einer einzigen Ordnung im allgemeinen auch vom embryologischen Standpunkte erwiesen.

Diese Erörterungen lassen erkennen, daß man beim Vergleich entsprechender früherer Entwicklungsstadien beider Abteilungen nicht unbeträchtliche Unterschiede findet, während man wiederum bei älteren Embryonen beider Gruppen große Ähnlichkeiten wahrnimmt.

Diese Verschiedenheiten treten besonders dann hervor, wenn es sich darum handelt, die frühere intrauterine Embryonalentwicklung eines bisher noch nicht untersuchten Nagers, wie des Hamsters, die den Gegenstand der vorliegenden Abhandlung bilden soll, darzustellen und sie mit der andrer verwandter Tiere zu vergleichen.

Da der Hamster, wie ich schon gleich vorwegnehmen will, wie sich aber auch schon aus seiner systematischen Stellung ergibt, zu den Nagern mit Inversion gehört und speziell nahe Verwandtschaft zu den übrigen Muriformes zeigt, sehe ich mich veranlaßt, in einer kurzen Literaturübersicht über die bisher untersuchten Nagetiere, diejenigen mit Inversion besonders zu berücksichtigen und anzugeben, wie weit deren intrauterine Embryonalentwicklung untersucht ist.

Da ich später wiederholt auf Einzelheiten in der Entwicklung dieser Tiere zurückkommen und gleiche sowie ähnliche Befunde bei denselben berücksichtigen, außerdem aber auch auf die bei den einzelnen Untersuchern recht verschiedenen Bezeichnungen zurückgehen muß, werde ich mit Rücksicht auf das mir zu Gebote stehende Material des Hamsters in der Literaturübersicht besonders die früheren Entwicklungsstufen in Betracht ziehen.

Die älteren Stadien, bei denen es hauptsächlich auf die Entwicklung der äußeren Körperform ankommt, sind bei den in Betracht kommenden Nagern in dieser Beziehung weniger eingehend untersucht, sondern mehr mit Berücksichtigung der Entwicklung einzelner Organe betrachtet worden.

Ich werde mich deshalb hierbei kurz fassen und verweise im übrigen auf das am Schlusse der Arbeit gegebene Literaturverzeichnis über die Entwicklung der Nagetiere, das systematisch geordnet eine Übersicht über die Nager geben soll, über deren intrauterine Embryonalentwicklung etwas bekannt geworden ist.

Zur Literatur über die Entwicklungsgeschichte der Nagetiere.

Die Beobachtungen, die über die Entwicklungsgeschichte der Nagetiere gemacht wurden, stützen sich auf die Untersuchung verhältnismäßig weniger Formen. Eingehend untersucht ist die Embryonalentwicklung eigentlich nur bei den Nagern, die leicht zu züchten sind, während über die Entwicklungsgeschichte der übrigen nur Einzelheiten bekannt wurden.

Die Gruppe der Lagomorpha-Sciuromorpha wird hauptsächlich repräsentiert durch *Lepus cuniculus*, dessen Embryonalentwicklung genau erforscht ist. Seine Entwicklung ist in einer vollständigen Mono-

graphie von den Amerikanern MINOT und TAYLOR behandelt worden und in KEIBELS Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte erschienen. Dieses Werk (8) enthält auch eine Zusammenstellung der gesamten Literatur der Nagetiere, die mehr als zweitausend Werke umfaßt. Ältere Arbeiten über die Embryologie des Kaninchens sind die von RAUBER (9), HENSEN (10, 36) und KÖLLIKER (11, 12), die hauptsächlich die früheren Stadien zum Gegenstand hatten und nicht nur für die Entwicklung dieses Tieres, sondern überhaupt für die ganze Entwicklungsgeschichte grundlegend waren. Nicht unerwähnt dürfen die Untersuchungen von DUVAL (2), CARIUS (13, 14) und KEIBEL (15) bleiben. Es würde jedoch zu weit führen, wenn ich auf diese und die übrigen Werke, die sich auf die Entwicklung des Kaninchens beziehen, näher eingehen wollte.

Außer dem Kaninchen ist von dieser großen Gruppe der Nager nur das Eichhörnchen etwas näher embryologisch untersucht worden. Während FISERIUS (48) nur einen einzigen, schon ziemlich entwickelten Embryo von *Sciurus vulgaris* beschreibt, schildert MULLER (49) bei demselben Tier den Bau des Uterus und zehn Embryonalstadien. FLEISCHMANN studiert bei demselben Nager, sowie beim Ziesel (*Spermophilus citillus*) hauptsächlich die Entwicklung der Placenta und der Eihäute (4).

Die zweite Gruppe der Nager, welche die Myomorpha und Subungulata umfaßt, ist charakterisiert durch die sogenannte Umkehr der Keimblätter. Sie wurde 1842 (mitgeteilt 1849 in Dorpat) von REICHERT (52) entdeckt. Er beobachtete nämlich, daß bei Ratten und Mäusen die Lage »des Rückens und der Darmrinne« die umgekehrte sei wie bei den übrigen Nagetieren. Seine Mitteilung wurde aber kaum bekannt, und daher wurde die Entdeckung der Keimblätterinversion allgemein BISCHOFF (50) zugeschrieben, der beim Meerschweinchen ähnliches fand. Da er auch bei der Schermaus (*Hypudaeus* [*Arvicola*] *amphibius*) eine umgekehrte Lage der Keimblätter zu beobachten glaubte, schloß er, daß auch bei andern Nagetieren eine ähnliche Entwicklung bestände wie beim Meerschwein, dessen Embryonalentwicklung er in einer fast vollständigen Monographie (50, 51) darstellte. Jedoch war es weder BISCHOFF noch REICHERT (52) und HENSEN (36), welche letzteren BISCHOFFS Untersuchungen einer Nachprüfung unterzogen, vergönnt, eine ausreichende Erklärung für die Entstehung der umgekehrten Lage der Keimblätter zu geben. Nachdem auch FRASER (91) in einer vorläufigen Mitteilung über seine Untersuchungen an Eiern der Ratte eine Deutung versucht hatte, gelang es endlich SELENKA und KUPFFER, eine Lösung des Problems anzubahnen, der sich auch FRASER in seiner

eigentlichen Arbeit anschloß (90). Während KUPFFER (73) nur die Feldmaus (*Arvicola arvalis*) untersuchte, machte SELENKA (1, 70—72) eingehende Studien über die erste Entwicklung von *Mus musculus* var. *alba* und vervollkommnete dieselben später (1) durch Beobachtungen an *Mus decumanus* var. *alba*, *Mus sylvaticus* und *Arvicola arvalis*. Außerdem gab er eine vollständige Geschichte des Eies von *Cavia cobaya*, indem er zum Teil die von seinen Voruntersuchern gelassenen Lücken ausfüllte. Auch bei *Dasyprocta Aguti* nahm er eine Blätterumkehr an. Gestützt auf ein verhältnismäßig großes, aber nicht besonders gut konserviertes Material, verfolgte SELENKA nun den Vorgang der Blätterumkehr im Ei verschiedener Nagetiere von den früheren Stadien bis zum Auftreten der Allantois und behauptete auf Grund seiner eignen eingehenden Untersuchungen in Übereinstimmung mit KUPFFER, »daß der Prozeß der Blätterumkehr auf die Einwucherung des ,Zapfens' zurückzuführen sei, welcher die Grundblätter vor sich herschiebe, d. h. die Keimscheibe gegen das Centrum des Eies zu konvex vorwölbe, und somit das Ectoderm zum inneren, das Entoderm zum äußeren Keimblatt mache«, und »daß die Blätterumkehr erst nach erfolgter Verwachsung der Keimblase mit der Uteruswand sich vollzieht«. Die Beobachtungen SELENKAS wurden ergänzt durch DUVAL (2), der in seiner großen Arbeit über die Placenta der Nagetiere (1889—1892) außer der ersten Entwicklung des Kaninchens auch die der Maus, der Ratte und des Meerschweinchens in den Kreis seiner Betrachtungen zog und fast die gleichen Stadien wie SELENKA untersuchte. BIEHRINGER (77) verfolgte die Umkehr der Keimblätter bei der Scher- oder Wassermaus (*Hypudaeus amphibius*) und gelangte zu dem Resultat, daß deren Entwicklung ähnlich verlaufe wie bei den bisher untersuchten Mäusearten, sich aber am nächsten an die von *Arvicola arvalis* anschließe. Zu gleicher Zeit entdeckte RYDER (78) bei *Hesperomys*, einem amerikanischen myomorphen Nagetier, ebenfalls eine Inversion der Keimblätter. Im Jahre 1892 verfolgten CRISTIANI (89) und ROBINSON (87) die erste Entwicklung der Keimblasen bei den Mäusen, indem der erstere in einer kurzen Arbeit *Mus decumanus* untersuchte, der andre außerdem auch *Mus musculus*. Den von ROBINSON aufgestellten Theorien, die sich anscheinend auf ein nicht gut konserviertes Material bezogen, trat JENKINSON (92) entgegen, stellte selbst Untersuchungen bei den Mäusen an und wies einige Irrtümer in den Arbeiten von ROBINSON nach. Aber auch die von JENKINSON aufgestellten Theorien wurden nicht bestätigt. Gegen diese wandte sich SOBOTTA (79), der in seiner Arbeit über »die Entwicklung des Eies der Maus vom Schlusse der Furchungsperiode bis

zum Auftreten der Amniosfalten« fast die gleichen Entwicklungsstufen wie JENKINSON untersuchte. SOBOTTAS eingehende Erörterungen stützen sich auf ein großes lückenloses Material und sind daher besonders wertvoll. Während die Abbildungen seiner Voruntersucher nichts andres waren als von den Objekten genommene Schemata, sind die Figuren, die SOBOTTA gibt, getreue Darstellungen der Präparate selbst. Von Wichtigkeit ist auch, daß bei seiner Arbeit die neueren besseren Fixierungs- und Färbemethoden angewandt wurden. Eine Ergänzung zu den Untersuchungen SOBOTTAS bildet die Arbeit von BURKHARD (81), der die Einlagerung des Eies der Maus in die Uterusschleimhaut und die Umbildung derselben zur Decidua studierte. Dasselbe Thema behandelte SPEE (67) beim Meerschweinchen und wies nach, daß sich die Einlagerung des Eies hier in ganz andrer Weise vollzieht als bei den mäuseartigen Nagern. Die Umwandlung der Schleimhaut zur Decidua untersuchte neuerdings DISSE (74—76) bei der Feldmaus (*Arvicola arvalis*).

Der geschichtliche Überblick hat uns gezeigt, daß die Entwicklungsgeschichte der Nager eigentlich nur bei dem Kaninchen, bei dem Meerschweinchen und bei den Mäusen eingehend untersucht ist, während über die andern Tiere dieser Ordnung nur vereinzelte Mitteilungen von embryologischem Charakter gemacht wurden. Daher ist es auch nicht zu verwundern, daß die Entwicklungsgeschichte des Hamsters noch nicht bekannt ist. Außer einer kurzen, allgemein gehaltenen Mitteilung STRAHLS (82), der in seinen Studien über die Placenta auch den Hamster berücksichtigt hat, und den Untersuchungen FLEISCHMANNS (4) über den einheitlichen Bau der Eihäute bei den Nagetieren, der seine allgemeinen Theorien auch durch Beobachtungen am Hamster bestätigt findet, ist über die Entwicklung dieses Tieres überhaupt nichts geschrieben worden, da der kleine Bericht NEHRINGS (80) über die Zahl der Zitzen und Embryonen bei *Mesocricetus* und *Cricetus* wohl kaum in Betracht kommt.

Material und Methode.

Der Umstand, daß eine embryologische Untersuchung des Hamsters noch nicht erfolgt ist, ist wohl hauptsächlich darauf zurückzuführen, daß die Beschaffung eines für wissenschaftliche Untersuchungen geeigneten Materiales mit den größten Schwierigkeiten verknüpft ist. Zurzeit tötet man die Hamster, die früher besonders in Sachsen und Thüringen massenhaft vorkamen, durch Einführung von Schwefelkohlenstoffgasen in ihren Höhlungen, zunächst um das ziemlich schädliche

Tier überhaupt auszurotten, dann aber auch, um seine Vorräte und seinen Pelz zu erbeuten. Da der Hamster außerdem noch viele tierische Feinde besitzt, so ist es klar, daß die Anzahl dieser Tiere trotz ihrer großen Fruchtbarkeit immer mehr abnehmen wird und daher die Aussichten, eine genügende Anzahl lebender weiblicher Hamster zu erhalten, immer schlechter werden. Trotzdem war Herr Prof. Dr. BALLOWITZ in der Lage, mir das Material von etwa 25 trächtigen weiblichen Hamstern zur Verfügung zu stellen. Ihm sei an dieser Stelle sowohl für die gütige Überweisung des wertvollen Materiales, wie auch für die freundliche Anleitung bei Ausführung der Arbeit bestens gedankt.

Die günstigste Zeit für den Fang dieser Tiere sind die Monate Juni und Juli. Das mir zur Verfügung stehende Material stammte von Tieren, die im Jahre 1898 und 1906 in diesen beiden Monaten zum größten Teil im anhaltischen und sächsischen Gebiete gefangen worden waren. Die Tiere (im ganzen etwa 40) wurden sofort nach ihrer Ankunft im Institut getötet, und zwar mit Chloroform, da es für die spätere mikroskopische Untersuchung des Uterus wohl nicht ohne Belang ist, daß die Tiere kein Blut verlieren. Kurze Zeit, nachdem der Tod eingetreten war, wurde die Bauchhöhle eröffnet und der Uterus (nach FLEISCHMANN [4] Uterus bipartitus) herausgenommen. Traten die Anheftungsstellen des Eies wenig hervor, oder waren solche äußerlich überhaupt noch nicht erkennbar, so wurden die Uterushörner in toto lebenswarm in die Fixierungsflüssigkeit gebracht. Im andern Falle wurde der Uterus nach dem Verschwinden der Muskelstarre durch Einschnitte in der Mitte zwischen je zwei Anschwellungen unter physiologischer Kochsalzlösung in seine Abteilungen zerlegt und dann fixiert.

Als Fixierungsflüssigkeiten dienten Eisessigsublimat, ZENKERsche und RABLsche Flüssigkeit, für einige wenige ältere Stadien auch 5%ige Salpetersäure. Die beiden erstgenannten Flüssigkeiten erwiesen sich als besonders brauchbar für mikroskopische Zwecke. Stücke desselben Uterus wurden möglichst in verschiedenen Flüssigkeiten fixiert. In der Fixierungsflüssigkeit blieben die Objekte einen Tag lang. Sie wurden dann in Alkohol steigender Konzentration gehärtet. Später wurde der Alkohol öfters erneuert.

Das auf diese Weise tadellos konservierte Material umfaßte neben einer Reihe von größeren Embryonen hauptsächlich die früheren Stadien der intrauterinen Embryonalentwicklung. Da diese sehr klein sind, war ich gezwungen, die Teilstücke des Uterus in Schnittserien zu zerlegen.

Diejenigen Uteri, bei denen die Einbettungsstellen des Eies äußerlich

nicht kenntlich waren, schnitt ich in lückenloser Serie, sobald sich nur herausstellte, daß überhaupt Ovula vorhanden waren. Leider gibt in diesen frühen Stadien die Anwesenheit von Corpora lutea kein vollständig sicheres Zeugnis ab, da sie in dieser Zeit, wie auch BURKHARD (81) bei der Maus konstatierte, »gleiches Aussehen haben können, wie die von einer früheren Ovulation herstammenden«. Ich überzeugte mich deshalb davon, ob Ovula vorhanden waren, in der Weise, daß ich von jedem Uterus, bei dem überhaupt Corpora lutea vorhanden zu sein schienen, ein beträchtliches Stück des Uterushornes schnitt. Fanden sich dann Eier, so wurde der ganze Uterus in Schnittserien zerlegt.

Bei älteren Stadien, bei denen die Anschwellungen schon sichtbar waren, schnitt ich meist nur die mittleren Partien der einzelnen Stücke, da es ja nur auf das Ei selbst und seine nächste Umgebung ankommt und man in diesen Stadien schon ein gutes Stück, bevor man das Ei selbst trifft, unter dem Mikroskop die Anwesenheit desselben leicht erkennen kann. Jedoch ist hierzu eine genaue Orientierung der Objekte nötig. Deshalb zeichnete ich vor der Einbettung sämtliche Stücke. Nachdem sie dann in der gewöhnlichen Weise in Paraffin von 52 bis 56° Schmelzpunkt eingebettet worden waren, orientierte ich den Block nach den Skizzen auf dem Mikrotom derartig, daß die Verbindungslinie der beiden Uterusöffnungen genau senkrecht zur Schnittebene lag. Auf diese Weise war es mir möglich, mit schräg gestellter Klinge genaue Querschnitte durch den Uterus herzustellen. Die Schnitte hatten eine Dicke von 15 μ. Abgesehen von den allerersten Stadien, wo die Eier im Uteruslumen überhaupt noch nicht orientiert sind, ergaben diese Schnitte meist Längsschnitte durch die schon festgesetzten Keimblasen, da diese so gerichtet sind, daß ihre Längsachse senkrecht zur Achse des Uterushornes steht. Zur Färbung der Schnittserien dienten dünne, wässerige Lösungen von Hämatoxylin nach BÖHMER und DELAFIELD, zur kurzen Nachbehandlung alkoholisches Eosin, eine Methode, die selbst bei Anwendung von ZENKERscher Flüssigkeit nicht nur die einzelnen Gewebeteile deutlich hervortreten läßt, sondern auch die Blutkörperchen intensiv färbt.

Um nun eine klare Übersicht über das vorhandene, ziemlich umfangreiche Material zu gewinnen und die einzelnen Serien leichter überblicken zu können, skizzierte ich bei den früheren Stadien die Bilder, die die einzelnen Schnitte der Serien unter dem Mikroskop ergaben, und stellte sie nebeneinander. Auf diese Weise war es möglich, ein genaues Gesamtbild der Keimblase selbst zu erhalten, zumal es nicht

in allen Fällen möglich ist, genaue Längsschnitte durch die ziemlich lange Keimblase zu erlangen. Trotzdem gelang es mir, von allen in Betracht kommenden Stadien genaue Längsschnitte herzustellen, da die Zahl der Embryonen in ein und demselben Uterus — es fanden sich bis 11 — immer eine ziemlich große ist. Es konnten daher auch die einzelnen Stadien immer einer eingehenden Beurteilung unterworfen werden, zumal Embryonen desselben Uterus, abgesehen von individuellen Variationen, immer auf nahezu gleicher Entwicklungsstufe stehen. Zur Beschreibung und Vervielfältigung wurden genaue Längsschnitte genommen.

Eigene Untersuchungen.

Das mir zu Gebote stehende Material umfaßte eine ziemliche Anzahl von Stadien der intrauterinen Entwicklung. Es enthielt meist jüngere Entwicklungsstufen, aber auch mittlere und ältere Stadien, sowie fast vollständig entwickelte Embryonen. Etwa die Hälfte der Uteri waren leer, was zum Teil dadurch zu erklären ist, daß bei einigen Tieren eine Geburt schon stattgefunden hatte. Bei einem Tier fand ich, daß die Frucht kurze Zeit vorher ausgestoßen worden war, da die Placenta und Eihüllen zum größten Teil noch erhalten waren. Die Placenta ist in der späteren Zeit der Gravidität, wie ich mich an mehreren Uteri überzeugen konnte, gestielt. Daher ist auch die Wundfläche nach der Geburt nicht groß und verschwindet schon nach wenigen Tagen. Trotzdem waren bei einzelnen Uteri zum Teil die früheren Anheftungsstellen der Frucht an dem erweiterten Lumen des Uterus zu erkennen, während die dazwischen liegenden Partien die Form des nicht graviden Uterus zeigten. Äußerlich waren sie von trächtigen Uteri nicht zu unterscheiden, da sie auch kleine Anschwellungen aufweisen.

Im allgemeinen zeigten jedoch die Querschnitte in der Länge des ganzen Uterus das gleiche Aussehen. Die Querschnitte ergaben ähnliche Bilder wie sie BURKHARD bei der Maus beschreibt. Jedoch zeigt sich in der Gestalt der Uteruslichtung ein für die Festsetzung des Eies wichtiger Unterschied zwischen den beiden Tieren. Denn während bei der Maus die Uterushöhle ziemlich exzentrisch gelegen ist (vgl. Textfig. 1 bei BURKHARD [81]), verläuft das Lumen auf Querschnitten des Uterus beim Hamster, wie ich bei einer großen Zahl von nicht graviden Uteri zu beobachten Gelegenheit hatte, in gerader oder geschlängelter, hier und da ausgebuchteter Linie in der Verlängerung des Mesometriums in gleicher Breite quer durch die ganze Schleimhaut und ist am mesometrischen wie am antimesometrischen Ende ungefähr gleichweit von

der Ringmuskulatur entfernt. Hiervon konnte ich mich auch auf Längsschnitten durch Stücke des Uterus überzeugen. Auf Längsschnitten senkrecht zum Mesometrium waren dagegen die Ausläufer des Uteruslumens ein gutes Stück auf beiden Seiten zu verfolgen. Auf den Querschnitten sind die Uterusbuchten meist nur schräg oder quer getroffen, ein Zeichen, daß diese Gebilde stark gewunden sind. Die Wandungen des Uteruslumens und seiner Buchten sind bekleidet mit einem hohen Cylinderepithel, dessen Zellen stark Eosin aufnehmen und in ihrem unteren Teil einen länglichen Kern besitzen. Weniger zahlreich als die Ausbuchtungen des Uterus sind die von einem platten Endothel bekleideten Blutcapillaren. Auch sie sind in Quer-, Schräg- oder Längsschnitten in der Schleimhaut verteilt. Die Zellen der Schleimhaut selbst sind in der Nähe des Uteruslumens dichter gelagert als in dem mehr peripheren Teile. Hier besitzen die Zellen meist längliche Form und legen sich in bestimmten Zügen um die Drüsen und Blutcapillaren herum. In der Nähe der Uteruslichtung sind die Zellen unregelmäßiger und besitzen einen runden Kern.

Auch in der ersten Zeit der Gravidität, und wenn sich die Eier noch in der Tube befinden, hat der Uterus selbst genau dasselbe Aussehen wie der nicht gravide. Ich konnte dies beobachten an Uteri, in denen die Eier auf dem Wege zu den Festsetzungsstellen oder auch gerade dort angelangt waren. Allerdings scheint es sich hier um einen rasch vorübergehenden Zustand zu handeln. Nimmt doch auch SOBOTTA (79) auf Grund seiner eingehenden Beobachtungen über die Entwicklung der Eier der Maus an, daß sie nach dem Austritt aus der Tube (Anfang des 4. Tages nach der Imprägnation) »sehr schnell den Ort ihrer definitiven Implantation erreichen«. Er glaubt dies daraus schließen zu können, daß er trotz seines großen Materiales solche Stadien, bei denen schon eine Furchungshöhle vorhanden war, ohne Orientierung immer schon über den ganzen Uterus verteilt fand. Es scheint aber, als ob DUVAL (2) diesen Vorgang der Wanderung der Eier im Uterus beobachtet hat, da er Keimblasen mit Furchungshöhle in kurzen Intervallen im tubaren Teil des Uterushornes fand.

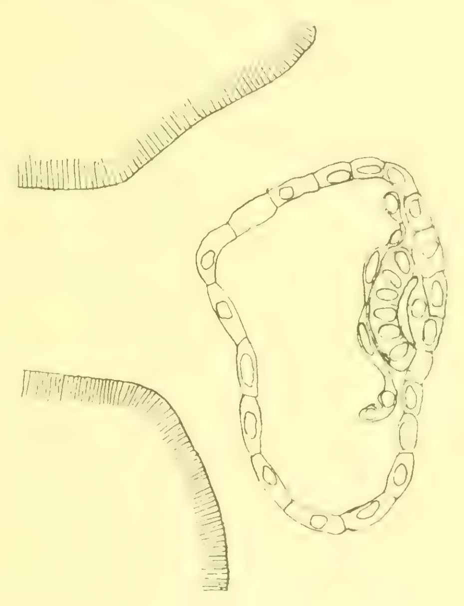
Ich beobachtete beim Hamster eine ziemliche Anzahl völlig frei liegender Eier, und zwar in zwei verschiedenen Uteri. Bei dem einen Uterus befanden sich die Keimblasen augenscheinlich auf dem Wege zu den Anheftungsstellen, waren aber schon durch einen, wenn auch nicht großen Zwischenraum getrennt. Es fanden sich in diesem Uterus nur sechs Eier, von denen zwei, wie ich aus der Anzahl der zwischenliegenden Serienschnitte feststellen konnte, 3,36 mm voneinander

entfernt waren, während bei einem andern Ei in einer Entfernung von 4.5 mm noch kein zweites angetroffen wurde. Dem Anschein nach hatten sich die Eier noch gar nicht weit von der Mündung der Tube in den Uterus entfernt. Daß die Keimblasen noch nicht an ihren definitiven Festsetzungsstellen angelangt waren, ließ sich auch schon leicht daran erkennen, daß zwei von ihnen noch im mesometrischen Teil der Uteruslichtung lagen, die eine sogar in der äußersten Ecke derselben. Höchstwahrscheinlich handelt es sich hier um die Eier, die zuletzt aus der Tube ausgetreten waren.

Die Eier des zweiten Uterus waren schon über die ganze Länge des Uterushornes zerstreut und lagen im antimesometrischen Teile desselben. Es scheint, als ob diese Eier schon ihren definitiven Platz eingenommen hatten, zumal schon eine ganz geringe Anschwellung der Implantationsstellen äußerlich sichtbar war, so daß ich den Uterus an den dazwischenliegenden Stellen durchschneiden konnte. In der Tat ergab sich dann auch nachher beim Schneiden, daß das Ei in der Mitte der Stücke lag und oberhalb und unterhalb dieser Stelle die Uterusquerschnitte bis zu einem gewissen Grade kleiner wurden. Trotzdem waren in der Schleimhaut und am Epithel keine wesentlichen Veränderungen zu bemerken. Es scheint also auch beim Hamster wie bei der Maus (Duval [2], Burkhard [81]) von einem gewissen Zeitpunkt an die bloße Anwesenheit des Eies zu genügen, um einen Einfluß wenigstens auf die Schleimhaut zu bewirken, ohne daß das Ei selbst mit dem Epithel in näherer Berührung steht. In diesem Uterus lagen die Eier entweder vollständig frei im Lumen oder standen in loser Berührung mit dem Epithel. Daß keine feste Verbindung der Keimblase mit den mütterlichen Geweben statthat, ergibt sich daraus, daß die dünnwandigen Keimblasen zum Teil geschrumpft, aber auch schon daraus, daß die Eier noch nicht orientiert sind.

Die Keimblasen selbst befinden sich in dem Stadium der Blastula (vgl. Textfig. 1). Sie sind rundlich und weisen eine regelmäßige, gut begrenzte Furchungs- oder Keimhöhle auf. Von einer Zona pellucida ist nichts mehr zu sehen. Sie scheint ebenso wie bei der Maus, wo sie schon im Furchungsstadium von etwa acht Zellen verschwindet (Sobotta [79]), schon frühzeitig zugrunde zu gehen, zu einer Zeit, in der sich das Ei noch in der Tube befindet. Die Begrenzung der Keimhöhle wird zum größten Teil bewirkt durch eine einfache Lage platter, im Flächenschnitt polygonaler Zellen, die in der Mitte einen rundlichen Kern besitzen. An einer Stelle zeigt die Wand der Keimblase eine Verdickung. Hier liegen drei Lagen von Zellen. Die äußerste Lage

derselben bildet die Fortsetzung der eben beschriebenen plattzelligen Begrenzung der Keimblase. Sie wird in ihrer Gesamtheit von SELENKA bei den Keimblasen der Maus als Deckschicht bezeichnet; im Bereich der Verdickung nennt er die Zellen der Deckschicht RAUBERsche, an den andern Stellen REICHERTsche Zellen. Die mittlere Schicht der Verdickung besteht aus einer Lage dunkler Zellen, von den RAUBERschen Zellen durch einen vielleicht künstlichen Spalt getrennt. Die direkt an die Keimhöhle grenzenden Zellen haben Spindelform und besitzen dementsprechend einen länglichen Kern. Sie liegen mit ihrer Breitseite den Zellen der Verdickung auf und berühren auch die REICHERTschen Zellen auf der Innenseite. Es handelt sich hier um die von SOBOTTA (79) als Dotterentoderm bezeichnete Schicht, die ihren Namen daher erhalten hat, daß sie sich im Laufe der Entwicklung auch auf der Innenseite der einschichtigen Begrenzung der Keimblase ausbreitet und so die direkte Begrenzung der Dottersackhöhle bildet. Dieser Prozeß hat bei dem von mir beobachteten Stadium auf beiden Seiten der abgebildeten Keimblase schon begonnen, da hier die Entodermschicht mit je zwei Zellen den Deckzellen anliegt.



Textfig. 1.

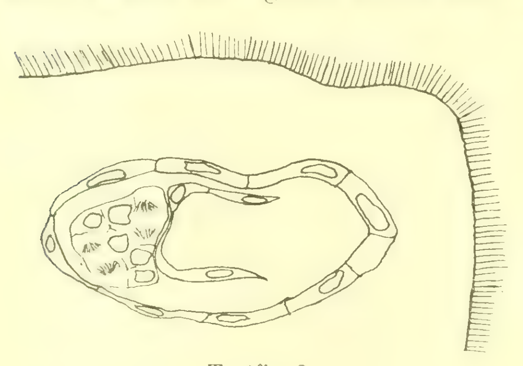
Diese Dotterentodermschicht hat jedoch ein wesentlich andres Aussehen als das Dotterentoderm, wie es SOBOTTA von der Maus beschreibt, da hier die Zellen kubisch sind und verhältnismäßig später durch dunklere Färbung gegen die übrigen Zellen der Verdickung hervortreten. Es scheint also, als ob beim Hamster dieses Entoderm sich frühzeitig und in ganz andrer Form als bei der Maus differenziert.

Ähnliches wie bei der eben beschriebenen Keimblase beobachtete ich auch bei den andern desselben Uterus. Die Ovula sind aber um diese Zeit noch keineswegs im Lumen des Uterus orientiert, da die

mehrschichtige Stelle der Keimblase, von der die gesamte Entwicklung ausgeht, noch nicht mesometralwärts gerichtet ist, wie es in den späteren Stadien nach erfolgter Festsetzung des Eies immer zu beobachten ist.

Auch in dem folgenden von mir gefundenen Stadium waren die Eier noch nicht orientiert, zumal sie hier noch allem Anscheine nach auf dem Wege zu den Festsetzungsstellen waren, wie oben beschrieben wurde. Obwohl außerdem die Keimblasen anscheinend kleiner als die des andern Uterus waren, waren sie doch etwas weiter entwickelt. Es scheint also, daß auch die Ovula des Hamsters nicht immer in gleichen Entwicklungsstadien in den Uterus eintreten, wie dies Sobotta auch für die Eier der Maus anzunehmen geneigt ist.

In diesem Stadium (vgl. Textfig. 2) hat das Ei eine mehr längliche Form, ist aber kaum größer als das eben beschriebene, da auch diese Keimblase eine Breite von etwa 60 μ aufweist. Das Dach der Keimblase besteht aus flachen polygonalen Zellen. Die verdickte Stelle besteht in ihrem mittleren Teile aus drei Lagen rundlich polygonaler Zellen mit dunklen Kernen. Die Kerne sind rund, einige von ihnen sind in Teilung begriffen, wie auch die Figur, die einen mittleren Längsschnitt durch eine Keimblase darstellt, erkennen läßt. Zwischen diesen Zellen und den sogenannten Deckzellen ist bei einzelnen Objekten ein Spalt zu sehen, den auch schon Jenkinson (92) und Sobotta (79) bemerkten. Sobotta nimmt an, daß es sich hier um leicht geschrumpfte Eier handelt, und daß er in Wirklichkeit ursprünglich nicht vorhanden sei. Es läßt sich dies jedoch schwer bestimmen, da es selbst bei einem so großen Material, wie Sobotta es besaß, nur in seltenen Fällen gelingt, vollständig ungeschrumpfte Keimblasen zu erhalten. Ganz besonders gilt dies von den noch frei in der Lichtung des Uterus liegenden Ovula.



Textfig. 2.

Die der Keimhöhle zugewandten Zellen, die Dotterentodermzellen, besitzen noch die im vorigen Stadium schon beschriebene spindelförmige Gestalt. Sie erstrecken sich zum Teil schon auf die Innenwand der dünnwandigen äußeren Begrenzung der Keimblase, und zwar, wie bei

dem abgebildeten Längsschnitt zu sehen ist, beiderseits mit je einer langgestreckten Zelle. Auch hier liegen diese den seitlichen äußeren Zellen nicht unmittelbar auf. Es entspricht diese Keimblase fast genau derjenigen, die SOBOTTA seinen Fig. 6 und 8 zugrunde gelegt hat. Nur die Dotterentodermschicht zeigt eine andre Form, aber nur soweit sie die verdickte Stelle der Keimblase berührt. Hier besitzt das Dotterentoderm beim Hamster dieselbe Gestalt wie an den Seiten, wo sie den Deckzellen anliegt, während bei der Maus an dieser Stelle die Zellen cylindrisch sind. Ein weiterer Unterschied ist bedingt durch die Lage des Eies. Das Ei der Maus ist in diesem Stadium schon an seiner Einbettungsstelle angelangt und übt einen Einfluß auf das Epithel aus, dessen Zellen schon kubische Form angenommen haben. Beim Hamster ist zu dieser Zeit noch keine Festsetzung des Eies erfolgt, vielmehr erscheinen Epithel und Schleimhaut unverändert. Nach BURKHARD (81) liegen die Eier der Maus nur kurze Zeit, und zwar nur wenige Stunden, nachdem sie die Tube verlassen haben, frei in der Lichtung des Uterus, ohne einen Einfluß auf die mütterlichen Gewebe auszuüben. Vergleicht man nun die früheren Stadien in der Embryonalentwicklung des Hamsters mit den entsprechenden der Maus, so ergibt sich sofort, daß die Eier des Hamsters längere Zeit frei in der Uterushöhlung liegen und erst in verhältnismäßig vorgeschrittenem Stadium sich im unteren, also im antimesometrischen Teile des Uteruslumens selbst festsetzen, nicht in einer der tieferen Buchten des Uterus, wie dies CRISTIANI (89) für die Ratte und BURKHARD (81) für die Maus anzunehmen geneigt sind. Es scheint dies bei den eigentlichen Mäusen durch die schon oben erwähnte exzentrische Lage des Uteruslumens bedingt zu sein.

Wie die Festsetzung des Eies beim Hamster erfolgt, läßt das folgende von mir beobachtete Stadium erkennen. Bei diesem waren alle Eier desselben Uterus im antimesometrischen Teile so gelegen, daß sie das spaltförmige Lumen desselben in drei Teile zerlegten, in die Eiimplantationsstelle und zwei durch diese getrennte ungleich große Teile der Uteruslichtung, von denen die antimesometrisch gelegene nur kurz ist und im Laufe der Entwicklung früh verschwindet, während sich die andre längere Zeit erhält. Diese Art der Festsetzung scheint beim Hamster die gewöhnliche zu sein, wenigstens aber ist die andre Weise, bei der das Ei den äußersten Teil des Lumens einnimmt, seltener, wie es auch bei der Maus gilt (BURKHARD [81]). Die Gestalt des Uteruslumens und die Lage des Eies ist in dem von mir beobachteten Stadium fast genau dieselbe, wie sie SELENKA (71) in den Fig. 5 und 6 (Taf. I)

von der Maus zur Darstellung bringt. Es handelt sich hier aber offenbar um ein geschrumpftes Ei. Dasselbe gilt von den von mir untersuchten entsprechend gelagerten Eiern des Hamsters. Da sich diese Erscheinung bei allen Eiern desselben Uterus vorfand, scheint die Konservierung, die in RABLscher Flüssigkeit geschah, nicht besonders gut gewesen zu sein. Die Eier wiesen eine seitliche Schrumpfung auf und hatten sich zum Teil von den mütterlichen Geweben, denen sie dicht anlagen, losgelöst. Trotzdem ließ sich nach Vergleichung sämtlicher 14 Ovula desselben Uterus folgendes mit Sicherheit erkennen.

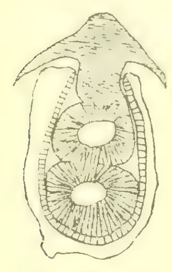
Die Keimblase liegt in diesem Stadium gleichsam eingeklemmt in den Spalt des Uterushornes so orientiert, daß der verdickte Pol der Keimblase gegen das Mesometrium hin, die dünne Decke derselben nach der entgegengesetzten Seite gerichtet ist. Die Keimblase besitzt jetzt mehr ovale Form, und ihre Längsachse liegt senkrecht zur Achse des Uterushornes, so daß die Querschnitte durch den Uterus meist genaue Längsschnitte durch das Ei ergeben. Die teilweise Retraktion des Eies zeigt, daß eine feste Verwachsung mit den Geweben des Uterus nicht vorhanden ist. Vielmehr scheint es sich nur um eine innige Berührung zu handeln, die bewirkt, daß bei der fortwährenden Größenzunahme des Eies das Epithel abgeplattet wird und schließlich völlig verschwindet. Dieser Prozeß hat in diesem Stadium schon begonnen. Während aber auf der einen Seite oft das Epithel noch ziemlich erhalten ist, ist es auf der andern Seite des Uteruslumens mitunter schon völlig verschwunden, so daß hier das Ei die Schleimhaut selbst berührt. Die Umbildung der Schleimhaut zur Decidua hat schon begonnen. Die Zellen sind in der nächsten Umgebung des Eies stark vergrößert. Sie sind meist polygonal und besitzen einen großen rundlichen Kern, der gewöhnlich mehrere Kernkörperchen und ein feines Chromatingerüst aufweist. Zwischen diesen decidual umgebildeten Zellen, aber auch in dem übrigen Teil der Schleimhaut, wo die Zellen noch den gleichen Bau wie die des nicht graviden Uterus haben, und auch die andern Elemente unverändert sind, sind hier und da Leucocyten bemerkbar. Eine Veränderung ist auch an den Blutgefäßen eingetreten. Sie sind besonders zahlreich in der Nähe des Eies und scheinen jetzt schon eine peripherische Anordnung um die Eiimplantationsstelle anzunehmen. Schnitte durch die Uterusbuchten sind am Rande der Schleimhaut noch zahlreich zu sehen, während sie in dem mehr centralen Teil derselben fast verschwunden sind. Es scheint also, als ob ihre Mündungen in das Lumen des Uterus zum Teil schon infolge der Bildung der Decidua obliteriert seien. Alle diese Veränderungen sind hauptsächlich

vorläufig nur in der Umgebung des Eies zu erkennen, während der übrige, besonders der mesometrische Teil der Schleimhaut und des Uterusepithels erst wenig oder überhaupt noch nicht verändert ist. Diese Erscheinung ist auch ausgeprägt auf Querschnitten ober- und unterhalb des Eies. Hier ist das Uteruslumen im antimesometrischen Teile in der Nachbarschaft des Eies verschwunden und nur noch im mesometrischen Teile als kurzer Spalt zu erkennen, ohne daß jedoch in diesem Teile wesentliche Veränderungen eingetreten sind. Weiterhin zeigen jedoch die Querschnitte zu beiden Seiten der Implantationsstelle die Form des nicht graviden Uterus mit langem, spaltförmigem Lumen. Die Bildung der Decidua capsularis hat also in der Nähe des Eies schon eingesetzt.

Das Ei selbst befindet sich schon in ziemlich entwickeltem Zustande. Die vorhin beschriebene verdickte Stelle der Keimblase hat sich zu einem Zapfen verlängert und in die Keimhöhle eingestülpt. Dieses Gebilde bezeichnet SOBOTTA (79) bei der Maus als Eicylinder. Der Cylinder ist in der Mitte eingeschnürt und hat biskuitförmige Gestalt. Er ist massiv und besteht aus polygonalen Zellen mit dunkel gefärbten Kernen, an deren Stelle zuweilen Kernteilungsfiguren zu sehen sind. Das Dotterentoderm ist wegen der teilweisen Schrumpfung nicht deutlich zu erkennen. Es scheint als eine kontinuierliche Reihe niedriger Zellen mit länglichen Kernen den inneren Teil des Eicylinders zu überziehen. Die äußere Begrenzung der Keimblase besteht aus platten Zellen. Diese Keimblase entspricht ungefähr dem Stadium, das SOBOTTA (79) in Fig. 12 (Taf. II) abbildet. Jedoch ist in diesem Stadium bei der Maus das Epithel in der Nähe des Eies schon völlig geschwunden, während beim Hamster wenigstens Reste desselben noch vorhanden sind. Aber auch diese verschwinden schon bald, ohne Spuren zu hinterlassen, aber nur in unmittelbarer Nähe der Keimblase. Das Epithel erhält sich dagegen im antimesometrischen und besonders im mesometrischen Teile des Uteruslumens noch ziemlich lange, hört aber an der Implantationsstelle plötzlich auf und läßt auf diese Weise die obere und untere Grenze derselben deutlich hervortreten. Auf diese Weise kommt es zur Bildung des von DUVAL (2) als Deciduahöhle bezeichneten Teiles des früheren Uteruslumens.

Diese Höhlung stellt in dem folgenden von mir beobachteten Stadium (vgl. Textfig. 3) eine an den Seiten bauchig erweiterte Lichtung dar, die nach der mesometrischen Seite hin mit dem Uteruslumen in offener Verbindung steht. Die Keimblase liegt gewöhnlich mit ihrer seitlichen Wandung den Zellen der Decidua dicht an, ist aber an ihren

Polen frei. Bei einigen Exemplaren, so auch bei den abgebildeten, hatte sich auch die seitliche Begrenzung der Keimblase von dem mütterlichen Gewebe abgehoben, ließ aber erkennen, daß sie ihm ursprünglich dicht angeschmiegt gewesen war. Im antimesometrischen Teile ist der Rest des früheren Uteruslumens zum Teil noch als schmaler Längsspalt zu erkennen. Das Epithel ist in Degeneration begriffen. Der mesometrische Teil der Uteruslichtung ist wenig verändert. Die Schleimhaut ist fast ganz zur Decidua umgebildet, wenigstens in der Umgebung der Implantationsstelle. Sie bildet hier ein lockeres Gewebe von typischen Deciduazellen. Unmittelbar unter der Muskelschicht und in der Umgebung des mesometrischen Teiles des Uteruslumens ist jedoch die Schleimhaut noch unverändert. Vereinzelt finden sich hier auch noch Querschnitte durch die Enden der Uterusbuchten. Da diese peripherische Schicht aus dicht gelagerten Zellen besteht, erscheint sie gegen die mittlere Partie der locker zusammengefügten Deciduazellen dunkler, eine Erscheinung, die sich auch mit unbewaffnetem Auge erkennen läßt. Unmittelbar am Ei selbst liegen die Zellen der Decidua etwas dichter und erscheinen kleiner. Dies ist augenscheinlich dadurch zu erklären, daß das Ei, bei dem jetzt eine schnellere Entwicklung beginnt, bei seiner Größenzunahme einen gewissen Druck auf die Decidua ausübt und so eine Zusammendrängung der anstoßenden Zellen verursacht. Leucocyten sind in diesem Stadium in ziemlicher Anzahl regellos in der ganzen Schleimhaut verteilt. Auch Kernteilungsfiguren sind vorhanden, finden sich aber niemals in der Nähe der Deciduahöhle. Hier zeigen sich jetzt große Blutlacunen. Diese scheinen mit der Deciduahöhle in Verbindung zu stehen, da sich jetzt häufig besonders im mesometrischen Teile große Blutergüsse finden, die jedenfalls bei der Ernährung des Eies und vielleicht auch bei Bildung von Deciduazellen von Bedeutung sind. Im mesometrischen Teile findet man große Zellen oft ganz isoliert, aber von Blutkörperchen umgeben. Es läßt sich von diesen schwer sagen, ob sie mütterlichen oder fötalen Ursprunges sind.



Textfig. 3.

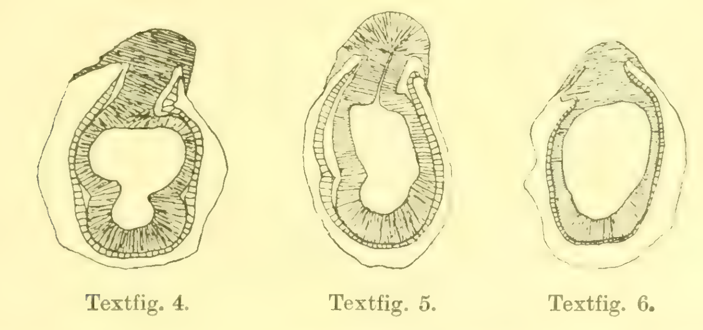
Das Ei selbst (vgl. Textfig. 3) hat an Größe stark zugenommen. Veränderungen gegen das vorhin beschriebene Stadium haben hauptsächlich am Eicylinder stattgefunden. Derselbe ist zu einem mächtigen zweischichtigen Zapfen herangewachsen, der nicht nur die frühere Keimhöhle, die zur Dottersackhöhle geworden ist, fast vollständig

erfüllt, sondern am mesometrischen Pole sogar über die Begrenzung der Keimblase hinaus wuchert und so die Grundlage zur Bildung des Ectoplacentarconus abgibt. Der Eicylinder wird gebildet von einer äußeren entodermatischen und einer inneren ectodermatischen Schicht. Die innere Schicht des Zapfens zeigt in der Mitte noch die Einschnürung, die schon im vorigen Stadium zu beobachten war. Jedoch sind jetzt in beiden Abteilungen Höhlungen von rundlicher Form aufgetreten, die durch eine breite Ectodermbrücke voneinander getrennt sind. Beide Lichtungen weisen ein stark mit Eosin sich färbendes Secret auf, das, wie SOBOTTA bei der Maus annimmt, wahrscheinlich Hämoglobin darstellt und auf dem Wege der Diffusion vom mütterlichen Gewebe aus als Nahrungsstoff in das Innere des Eicylinders gelangt. Im antimesometrischen Teile sind die Zellen des Ectoderms sehr hoch und in fast einschichtiger Lage radiär um die runde Lichtung gestellt. Ihre Kerne sind oval und alternieren miteinander. Die Zellen, die die andre Höhlung umgeben, sind niedriger und nicht so regelmäßig angeordnet als am antimesometrischen Pole des ectodermatischen Teiles des Eicylinders. Oberhalb der beiden übereinander liegenden Höhlungen ist der innere Teil des Zapfens wiederum eingeschnürt und deutet so die Stelle an, wo der Eicylinder als eine geschlossene Lage von Zellen in die Elemente des Ectoplacentarconus übergeht. Soweit der Eicylinder in die frühere Keimhöhle hineinragt, wird seine äußere Schicht von einer zusammenhängenden Lage von Entodermzellen gebildet. Es handelt sich hier um die von DUVAL (2) als entoderme proximal und von SOBOTTA (79) als viscerales Dotterentoderm bezeichnete Zellenlage. Sie wird größtenteils von cylindrischen Zellen gebildet und ist an den Einschnürungsstellen durch größere Zwischenräume, in den übrigen Teilen durch feine Spalten von den ectodermatischen Zellen des Eicylinders abgegrenzt. Auch sind die Kerne in den Entodermzellen dunkler als in den Zellen des Ectoderms. Die Dotterentodermzellen sind an den Seiten des Cylinders besonders hoch, nehmen aber am antimesometrischen Pole an Höhe ab. Hier sind die Kerne entsprechend der Gestalt der Zellen mehr länglich, während sie an den andern Stellen fast rund sind. Die hohen Zellen lassen in diesem Stadium meist drei verschieden gefärbte Zonen erkennen, wie sie auch SOBOTTA (79) bei der Maus beobachtete. Die innere basale Zone, in welcher der Kern liegt, ist dunkel, die mittlere hell und die äußere schmale Randzone mit Eosin intensiv rot gefärbt. Bei Präparaten, die nur mit Hämatoxylin gefärbt waren, erscheint die Randpartie dunkel. Das viscerale Dotterentoderm geht im mesometrischen Teile in das parietale Dotterentoderm oder nach

Duval in das entoderme distal über und bekleidet die äußere dünne ectodermatische Begrenzung der Keimblase von der Innenseite. Das parietale Dotterentoderm besteht aus einer höchst unvollständigen Reihe unregelmäßiger Zellen. Die frühere einschichtige Begrenzung der Keimblase, die Reichertschen Zellen Selenkas, ist zu einer stark mit Eosin rot gefärbten Membran geworden, die nur noch an wenigen Stellen langgestreckte Kerne aufweist. In der Nähe derselben, teils in Berührung mit ihr, findet man hier und da großkernige sogenannte Riesenzellen von unregelmäßiger Gestalt. Sie liegen zum Teil auch in einiger Entfernung vom Ei etwas tiefer in der Decidua, meist in einer Nische derselben und oft umgeben von Blutkörperchen, sowie von Chromatinresten. Solche Riesenzellen finden sich auch bei den verwandten Nagern in ähnlicher Lage. Über ihre Herkunft herrschen verschiedene Meinungen. Duval (2) und Sobotta (79) nehmen an, daß die Riesenzellen sämtlich fötalen Ursprunges seien, und daß sie von der Ectodermcuticula des Eies selbst abstammten, im Laufe der Entwicklung aber tiefer in die Decidua eindringen. Jenkinson (93) glaubt, daß ein Teil der Riesenzellen aus der Decidua hervorgehe, ein andrer von der äußeren Begrenzung des Eies herrühre. Neuerdings ist man zu der Annahme gekommen, daß diese Zellen mütterlichen Ursprunges sind. Diese Ansicht vertritt besonders Disse (76), der in der Feldmaus (*Arvicola arvalis*) ein geeignetes Objekt zur Untersuchung der Riesenzellen gefunden hat. Aber auch schon Selenka (71) sowie Kolster (6) nahmen für diese merkwürdigen Gebilde mütterliche Herkunft an. Eine Bestätigung dieser Ansicht liefern auch meine Beobachtungen am Ei des Hamsters. Ich fand hier die Riesenzellen manchmal in ziemlicher Entfernung vom Ei, und zwar auch im mesometrischen Teile der Decidua, wo die Keimblase nicht mehr dicht anliegt. Hier waren diese Zellen von den Zellen des Eies nicht nur durch einen großen natürlichen Zwischenraum, sondern auch durch eine verhältnismäßig breite Gewebebrücke getrennt. Im übrigen Teile ist eine Abgrenzung von mütterlichen und fötalen Geweben nicht so deutlich, da hier beide meist dicht aneinander grenzen. Der mesometrische Teil des Eies liegt immer völlig frei. Hier bildet der Ectoplacentarconus eine stumpfkegelige Masse polygonaler Zellen, die in den freien Raum der Deciduahöhle hineinragen. In der Nähe desselben befindet sich meist ein großer Bluterguß, der sich bis in das eigentliche Uteruslumen hineinerstreckt. Dazwischen liegen zum Teil stark vergrößerte, isolierte Zellen, die wahrscheinlich decidualen Ursprunges sind.

Die vorhin beschriebenen Lichtungen des Eicylinders verschmelzen

bald zu einer einzigen großen Höhlung. Ich konnte die einzelnen Stadien dieses Vorganges genau verfolgen (vgl. Textfig. 3, 4, 5, 6). Die mesometrisch gelegene Lichtung nimmt an Größe bedeutend zu und öffnet sich schließlich gegen die andre Höhlung, die sich nur wenig ausgedehnt hat. Infolgedessen haben die Zellen am antimesometrischen Pol ihre frühere Natur behalten, während sie im andern Teile niedriger geworden sind. In der ersten Zeit verraten die frühere Trennung der Höhlung zwei beiderseits scharf in das Lumen vorspringende Kanten (vgl. Textfig. 4 u. 5), denen auf der Außenseite des Ectoderms zwei Einkerbungen entsprechen, so daß hier zwischen Ectoderm und Dotterentoderm ein auf diesen Längsschnitten dreieckig geformter Hohlraum vorhanden ist (vgl. Textfig. 4). Aber auch diese Einschnürungen des ectodermatischen Teiles des Eicylinders vergehen bald, so daß die jetzt gemeinsame Höhlung, die ich mit Sobotta (79) als Proamnioshöhle be-



Textfig. 4. Textfig. 5. Textfig. 6.

zeichnen will, ein breites Oval darstellt (vgl. Textfig. 6). Die Umgebung des antimesometrischen Teiles dieser Lichtung ist noch durch die hohe Gestalt und die ziemlich radiäre Anordnung der Zellen von dem übrigen Teil, der aus niedrigeren Zellen besteht, unterschieden. Infolge der Dehnung des Innern des Eicylinders, die sich auch an den im Ectoderm ziemlich zahlreichen Kernteilungsfiguren zu erkennen gibt, sind die Zellen des visceralen Dotterentoderms an der antimesometrischen Kuppe des Eies flach geworden und mehr in die Breite gezogen, so daß die platten Kerne dieser Zellen verhältnismäßig weit auseinander gerückt erscheinen. Die übrigen Teile des Eies weisen in diesem Stadium gegen früher keine wesentlichen Unterschiede auf.

Auch bei den Mäusen entsteht die Höhlung des Eicylinders nach Sobotta (79) durch Konfluenz zweier ursprünglich getrennter Lichtungen. Jedoch ist das Lumen derselben sehr klein, und infolgedessen wird nach der Verschmelzung beider die Proamnioshöhle spaltförmig.

Dasselbe gilt von der Ratte (SELENKA [1], CRISTIANI [89]). Hier treten jedoch die Höhlungen relativ spät auf, zu einer Zeit, wo der Eicylinder schon stark in die Länge gewachsen ist. Die Bildung der Proamnioshöhle und ihre Gestalt ist also beim Hamster in dieser Periode wesentlich anders als bei den eigentlichen Mäusen und ähnelt Erscheinungen, wie sie sich in der Entwicklung des Meerschweinchens vorfinden. Hier sind in diesem Stadium die beide Höhlungen umgebenden Teile des Ectoderms zwar durch einen großen Zwischenraum getrennt, der beim Hamster durch eine tiefe Einschnürung angedeutet ist; im übrigen aber weisen beide Abteilungen bei diesen Tieren das gleiche Aussehen auf, und man kann unter Berücksichtigung der übrigen Lageverhältnisse beim Hamster die beiden getrennten Höhlungen als vorübergehende Andeutungen einer Ectoplacentar- und einer Amnioshöhle bezeichnen, die beim Meerschweinchen schon frühzeitig auftreten und getrennt erhalten bleiben, während sie bei den mäuseartigen Nagern und auch beim Hamster erst zu einer gemeinsamen Lichtung verschmelzen und dann wiederum sich durch Bildung des Amnion in mehrere Teile zerlegen. Die tiefe Einschnürung des ectodermatischen Teiles des Eicylinders, die fast eine vollständige Zweiteilung seines Innern verursacht, ist bei den Mäusen nicht so stark ausgeprägt wie beim Hamster. Auch erinnert die Form der beiden Lichtungen viel mehr an die Anordnung, wie sie beim Meerschweinchen vorhanden ist. Es beweist die Untersuchung des Hamstereies noch weit klarer als die der Mäuse, daß zwischen den Entwicklungsvorgängen im Ei des Meerschweinchens und dem der übrigen Nager mit invertierten Keimblättern keine so großen Unterschiede vorhanden sind, wie man früher annahm, und daß auch hier, wie sich besonders beim Hamster zeigt, Übergangsformen vorhanden sind.

Nach dem Auftreten einer gemeinsamen Höhlung im Eicylinder beginnt die Keimblase bedeutend in die Länge zu wachsen, so daß die ovale Proamnioshöhle jetzt eine mehr langgestreckte Form erhält (vgl. Textfig. 7). In kurzer Zeit hat die Keimblase das Doppelte ihrer früheren Länge erreicht. Zu gleicher Zeit beginnt auch im Ectoplacentarconus, der durch eine Einschnürung an der Stelle, wo die Proamnioshöhle aufhört, von dem Eicylinder abgegrenzt ist, eine größere Höhlung aufzutreten, die wahrscheinlich getrennt entsteht und erst später mit der Proamnioshöhle zu einem einzigen Lumen verschmilzt. Wenigstens ist in der ersten Zeit ihrer Bildung die Verbindung mit dieser Höhle nur sehr schmal (vgl. auch Textfig. 5), so daß diese nur auf einigen mittleren Sagittalschnitten dieses Stadiums zu sehen war, während die Höhlung selbst eine größere Ausdehnung besaß. Eine solche gemein-

same Höhlung ist bei den bisher untersuchten Nagern dieser Art im Ectoplacentarconus nicht vorhanden, vielmehr reicht das Lumen der Proamnioshöhle bei Ratten und Mäusen nur bis zur Übergangsstelle zum Ectoplacentarconus, die gewöhnlich durch eine Einschnürung gekennzeichnet ist. Etwas ähnliches scheint sich nur bei den Arvicoliden zu finden, bei denen die Proamnioshöhle sich schon frühzeitig bildet und sich ebenfalls bis in den Ectoplacentarconus hinein erstrecken soll (SELENKA [1] III. Heft, Taf. XV, Fig. 44, BIERINGER [77] Fig. 5).

Im übrigen weist die Keimblase in diesem Stadium, abgesehen von ihrer Größe, keine wesentlichen Veränderungen auf. Das Ectoderm des Eicylinders bildet eine Schicht hoher Zellen im antimesometrischen Teile, soweit es früher die Umgrenzung der entsprechenden Lichtung bildete. Dieser Teil ist scharf abgesetzt gegen die übrigen Zellen des Ectoderms, die eine Reihe niedriger Cylinder darstellen. Die Übergangsstelle beider Schichten ist gut zu erkennen. Da die hohen Zellen des Ectoderms gegen diesen Ort hin beiderseits an Größe schnell abnehmen, so daß die Schicht hier in je eine Spitze ausläuft (vgl. Textfig. 7). Diese Schicht hoher Zellen bildet später das Ectoderm der Keimscheibe. Dieses ist also beim Hamster sehr früh als solches zu erkennen, schon in dem Stadium, wo im Eicylinder die beiden Höhlungen auftreten. Die frühzeitige Differenzierung bedingt eine weitere Ähnlichkeit mit dem Meerschweinchen, bei dem ebenfalls das Ectoderm der Keimanlage schon früh von dem übrigen sich trennt. Bei Ratten und Mäusen tritt diese Erscheinung nicht auf. Hier sind zwar im antimesometrischen Teile des Ectoderms die Zellen ziemlich hoch, jedoch vollzieht sich der Übergang in die Zellen des mesometrischen Teiles ganz allmählich, so daß eine genaue Bestimmung der Übergangsstelle nicht möglich ist. Das viscerale Dotterentoderm bildet wie früher eine kontinuierliche Schicht cylindrischer Zellen. Sie erreichen jetzt ihre größte Höhe an den Stellen, wo die beiden verschieden differenzierten Ectodermpartien aneinander stoßen; sie nehmen aber in mesometrischer und in antimesometrischer Richtung an Höhe ab und bilden an der Kuppe des Eicylinders eine äußerst dünne Lage. Durch diese Anordnung wird bewirkt, daß die Begrenzung der Proamnioshöhle überall gleiche Dicke besitzt. Ectoderm und Entoderm des Eicylinders sind durch feine, mitunter etwas breitere Spalträume voneinander getrennt. Die vielen Mitosen, die sich in beiden Schichten, besonders aber im Ectoderm,


Textfig. 7.

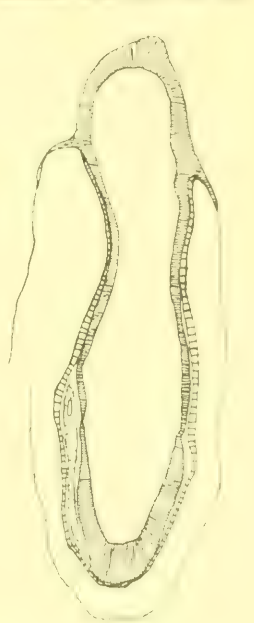
vorfinden, zeigen, daß das Ei jetzt in einer Periode raschen Wachstums steht.

Das läßt auch die nähere Umgebung der Keimblase erkennen. Durch den Druck des sich ausdehnenden Eies sind die anliegenden Zellen der Decidua und somit auch ihre Kerne zum Teil stark abgeplattet und zusammengedrängt, während die übrigen dieselbe Beschaffenheit wie früher zeigen. Leucocyten finden sich in großer Menge. Die antimesometrische Bucht des Uteruslumens ist auch in diesem Stadium noch zu erkennen. Sie ist von Epitheltrümmern und Blutkörperchen erfüllt. An dieser Stelle findet man auch immer Riesenzellen, mitunter vier bis fünf nebeneinander. Sie besitzen jetzt eine ganz bedeutende Größe und übertreffen die übrigen Zellen um das Zehn- bis Zwanzigfache. Auch an den Seiten der Keimblase findet man Riesenzellen, aber nicht so konstant wie im antimesometrischen Teile. Es läßt sich in diesem Stadium erkennen, welcher Funktion diese Zellen dienen. Die Beobachtungen, die Disse (74—76) bei der Feldmaus an diesen Zellen gemacht hat, kann ich durch die Untersuchung des Hamsters vollständig bestätigen. Auch hier resorbieren die Riesenzellen das mütterliche Gewebe, arrodieren die Wandung der Blutlacunen und bewirken eine Vergrößerung der Deciduahöhle. Sie sind daher mit Recht als Phagocyten zu bezeichnen. Sie bilden auch die Ursache der Blutergüsse, die sich in der Umgebung des Eies vorfinden. Immer ist im mesometrischen Teile der Deciduahöhle eine große Anzahl frei liegender Blutkörperchen vorhanden. Die Deciduahöhle ist durch einen schmalen Kanal mit dem Lumen des Uterus verbunden. Zelltrümmer und isolierte größere Zellen finden sich hier häufig vor, da das Epithel des Uterus ein großes Stück auf das Mesometrium zu obliteriert ist und die langgestreckte Lichtung größtenteils von den Zellen der Decidua selbst begrenzt wird.

In dem folgenden Stadium (vgl. Textfig. 8) hat der mesometrische Teil des Uterusquerschnittes noch weitere Umwandlungen erfahren. In der Umgebung des Uteruslumens findet eine starke Zellvermehrung statt. Das Epithel verschwindet. Das Uteruslumen selbst ist rosettenartig ausgebuchtet und erfüllt von Chromatinresten und einer Menge von Blutkörperchen. Die Verbindung mit der Deciduahöhle ist noch vorhanden. Blutlacunen treten dicht an das Ei heran, so daß alle Lücken zwischen Ei und Decidua mit Blut erfüllt sind. Leucocyten sind jetzt in großer Anzahl besonders in der Nähe der Keimblase zu sehen. Es scheint, als ob jetzt dem Ei Nährstoffe in großer Menge zugeführt würden. Dafür spricht nicht nur das Vorhandensein einer großen Masse von Hämoglobinkörnern und -fädchen in der Proamnios-

höhle, sondern auch die Größenzunahme des Eies, hauptsächlich in seiner Längsrichtung.

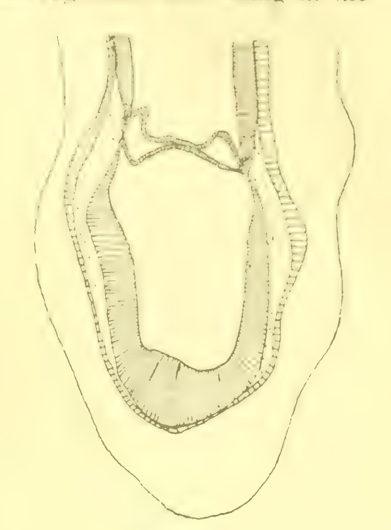
In diesem Stadium (vgl. Textfig. 8) besteht die Hauptmasse des Eies aus dem Eicylinder, während die eigentliche Begrenzung der Keimblase, die man nach Hubrecht (7) auch als Trophoblast im Gegensatz zum Hypo- und Epiblast des eigentlichen Embryonalgebildes bezeichnet, nur wenig hervortritt. Eicylinder und Träger stellen einen langgestreckten Hohlcylinder dar. Die Proamnioshöhle erstreckt sich tief in den Ectoplacentarconus hinein, der infolgedessen nur noch eine dünne Schicht von etwa zwei bis drei Zelllagen bildet und tief in die Deciduahöhle hineinragt. Die Keimblase hat in diesem Stadium ein ähnliches Aussehen wie die Abbildung einer solchen bei Biehringer (77) Fig. 5. Der Übergang von dem Eicylinder in den Ectoplacentarconus wird angedeutet durch die Stelle, wo der membranartige Trophoblast von der Hauptmasse des Eies abzweigt, um sich dem mütterlichen Gewebe dicht anzulegen. Auch im unteren Teile der Keimblase sind Veränderungen eingetreten. An der Kuppe des Eicylinders hat sich der Primitivstreifen gebildet, der den Ausgangspunkt für die Entstehung des Mesoderms darstellt. Durch die Bildung des Primitivstreifens ist die Keimblase bilateral geworden, so daß es jetzt doppelt schwierig ist, in gewünschter Weise Schnitte durch das Ei zu legen. Denn es handelt sich jetzt darum, nicht nur die äußerst lange Keimblase parallel zu ihrer Längsrichtung zu spalten, sondern auch die Keimanlage im antimesometrischen Teile in bestimmter Richtung zu durchschneiden. Die Abbildung stellt einen mittleren Längsschnitt durch die Keimblase dar, der die Keimscheibe quer getroffen hat. Es ließ sich dies durch Vergleich sämtlicher Schnitte dieser Serie deutlich erkennen. Die stark verdickte Stelle am antimesometrischen Pole bildet den Querschnitt durch den Primitivstreifen. Von ihm aus wuchern die Zellen des Mesoderms beiderseits zwischen die beiden Blätter des Ecto- und Entoderms hinein und sind bei der abgebildeten Keimblase schon bis an den Rand der Keimanlage gelangt. Das Mesoderm ist besonders auf der linken Seite



Textfig. 8.

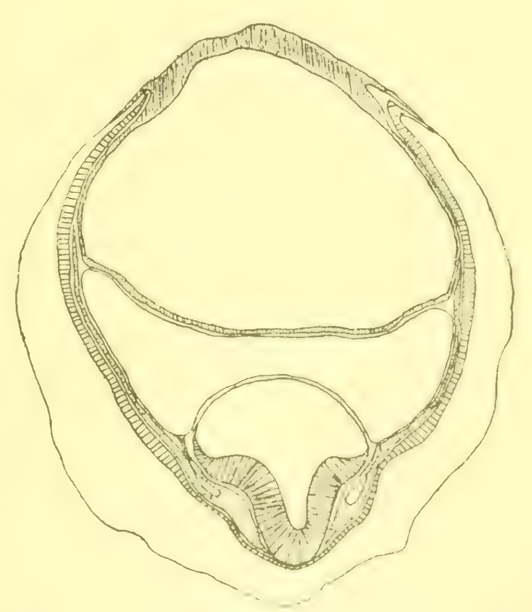
der Textfig. 8 deutlich zu erkennen, da zwischen ihm und den beiden andern Zelllagen ein größerer Spalt vorhanden ist. Die Mesodermzellen sind ziemlich arm an Protoplasma und bilden keine kontinuierliche Lage, sondern ein lockeres Gewebe unregelmäßiger Zellen. Das Entoderm ist im Bereich der Keimanlage ganz dünn, während das Ectoderm eine dicke Schicht dunkler Zellen bildet, von denen viele Kernteilungsfiguren aufweisen. In ihrer Gesamtheit bildet die Keimanlage eine Glockenform, deren äußeren Teil das Entoderm und deren innere Bekleidung das Ectoderm bildet. Es tritt in diesem Stadium deutlich jene Erscheinung auf, die zur Zeit der ersten Untersuchungen BISCHOFFS (50, 51) so großes Aufsehen erregte und mit dem wenig zutreffenden Namen der Keimblätterinversion bezeichnet wurde. Während nämlich bei den meisten Tieren das Ectoderm den äußeren konvexen, das Entoderm den inneren konkaven Rand der Keimblase einnimmt, ist das Verhältnis beim Hamster und bei den übrigen Nagern mit Keimblätterinversion scheinbar gerade das umgekehrte. Bei näherem Studium sieht man aber, daß das Entoderm doch das innere Blatt bildet, da es in der Tat nicht die äußere Begrenzung der Keimblase, sondern wie bei den andern Tieren einen Teil der Begrenzung der bei diesen Nagern napfförmigen Dottersackhöhle einnimmt. Merkwürdig ist also nur die starke dorsale Krümmung der Keimscheibe. Da man neuerdings auch Übergangsformen (z. B. Spermophilus vgl. FLEISCHMANN [4]) gefunden hat, erscheint der Unterschied zwischen den beiden durch das Vorhandensein der sog. Inversion getrennten Gruppen nicht mehr bedeutend, und man bezeichnet jetzt mit SELENKA die mehr oder minder tiefe Verlagerung der Keimscheibe in das Innere des Eies allgemein als »Entypie des Keimfeldes«. Die starke glockenförmige Krümmung der Keimanlage bewirkt, daß die spätere Kopf- und Schwanzpartie, sowie auch die seitlichen Ränder örtlich sehr nahe aneinander gerückt sind, ein Umstand, der eine frühzeitige Bildung des Amnion außerordentlich begünstigt. Diese hat in dem eben beschriebenen Stadium schon begonnen, und zwar hat sich die Schwanzfalte des Amnion schon gebildet, zunächst aber ohne eine Einlagerung von Mesodermzellen. Es scheint also nicht, als ob die Allantois, wie SELENKA (71) bei der Maus beobachtete, die Ursache für die frühe Entstehung des Amnion am hinteren Ende der Keimscheibe ist. Vielmehr scheint die Allantois beim Hamster etwas später aufzutreten. Textfig. 9 stellt bei stärkerer Vergrößerung den antimesometrischen Teil eines Eicylinders dieses Stadiums dar, bei dem die Schwanzfalte des Amnion zu sehen ist. Hier ist die Proamnioshöhle durch eine doppelte Lage von platten Ectodermzellen in zwei

Teile zerlegt, in die wahre und falsche Amnioshöhle, wie sie SELENKA bei den Mäusen nennt. Die Amniosfalte ragt aber erst wenig in die Höhlung des Eicylinders hinein. Zur Bildung der Seiten- und Kopffalten des Amnion ist es noch nicht gekommen. Aber auch dieser Vorgang vollzieht sich relativ schnell. Die verschiedenen Teile des Amnion vereinigen sich in einem Punkte und bilden hier den sog. Amnionnabel, der bei einigen Nagern lange bestehen bleibt, nachdem schon die beiden Schichten des Amnion durch die Wucherungen des Mesoderms und durch das Auftreten einer großen Höhlung in demselben weit auseinander getrieben worden sind. Beim Hamster scheint der Amnionnabel nicht lange zu bestehen. Denn in dem folgenden Stadium (vgl. Textfig. 10, 11) ist beim Hamster von diesem Gebilde keine Andeutung mehr vorhanden, während bei andern verwandten Arten um diese Zeit der Amnionnabel noch vollständig erhalten ist.



Textfig. 9.

Die Keimblase (vgl. Textfig. 10, 11, 12) hat in diesem Stadium weniger in der Länge als in der Breite zugenommen. Sie ist jetzt fast kugelförmig. Die äußere Begrenzung bildet der dünne, membranartige Trophoblast, der im mesometrischen Teile des Eies in den jetzt flach ausgebreiteten Ectoplacentarconus übergeht.

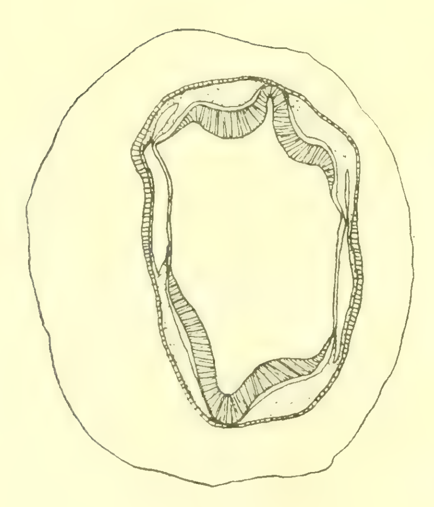


Textfig. 10.

Auch der Eicylinder ist kugelförmig. Die Begrenzung desselben gegen die napfförmige Dottersackhöhle bildet das Dotterentoderm, das im Bereich der Keimanlage aus platten, sonst aus hohen cylindrischen Zellen besteht (vgl. Textfig. 10). Der Eicylinder ist in seinem inneren Hohlraum durch dünne Scheidewände in drei Abteilungen zerlegt, indem in der Mitte zwischen den beiden im vorigen Stadium schon vorhandenen Höhlungen eine weitere Lichtung aufgetreten ist. Wie schon oben angedeutet, entsteht diese nach Verschluß des Amnion und nach Einwucherung des Mesoderms zwischen die beiden Ectodermanlagen desselben als eine große Lichtung dieses Teiles des Mesoderms. Man bezeichnet diese Höhlung mit Selenka (71) als Interamnionhöhle, im Gegensatz zur falschen und zur wahren Amnionhöhle, besser sind die Bezeichnungen von Duval (2), der diese Lichtungen als Cavité ectoplacentaire, pleuro-péritonéale (= coelome externe) und amniotique benennt. Die erste Höhlung, die Ectoplacentarhöhle, stellt eine vorübergehende Bildung dar. Sie ist in diesem Stadium sehr groß,



Textfig. 11.



Textfig. 12.

fast so groß wie die beiden andern zusammen. Sie wird im mesometrischen Teile begrenzt von den Zellen des Ectoplacentarconus. Die Seiten und die ebene Begrenzung der halbkugeligen Höhle wird gebildet von Ectodermzellen. Die Pleuroperitonealhöhle wird in ihrem ganzen Umfange von platten mesodermatischen Zellen umkleidet. Diese treten an den Seiten derselben in doppelter Lage auf, so daß die Wandung des Eicylinders hier drei Schichten aufweist. Anlagen von Gefäßen in der mittleren Mesodermlage, wie solche nach DUVAL in diesem Stadium bei der Ratte schon zu sehen sind, sind nicht vorhanden. Die Pleuroperitonealhöhle wird von der antimesometrischen Seite her durch das gewölbte Amnion eingebuchtet, das aus einer dünnen ectodermatischen und einer plattzelligen mesodermatischen Zellschicht besteht. Den unteren gewölbten Teil der Amnioshöhle nimmt die eigentliche Keimanlage ein. Eine Verbindung dieser Höhle mit der Ectoplacentarhöhle ist nicht vorhanden und auch nicht mehr durch zwei beiderseits in das Lumen der Interamnionhöhle vorspringende Falten der betreffenden Zellschichten angedeutet, wie dies in diesem Stadium bei Mäusen (SELENKA [1, 71]) und Ratten (DUVAL [2]) stets zu beobachten ist. Der Amnionnabel besteht also beim Hamster verhältnismäßig kurze Zeit, wie SELENKA es auch für die Wald- und Feldmaus annimmt.

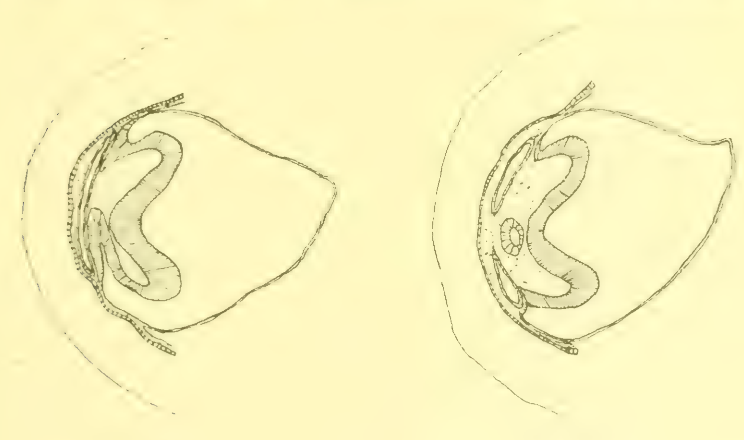
Bevor ich zu einer näheren Betrachtung der Keimscheibe selbst übergehe, möchte ich auf eine Erscheinung hinweisen, die für die Entwicklung des Eies von großer Wichtigkeit und in diesem Stadium besonders gut zu beobachten ist. Die drei Höhlungen des Eicylinders enthalten ein stark mit Eosin sich färbendes Secret, das aus Hämoglobinsubstanz besteht. Die Ectoplacentarhöhle ist von Hämoglobinstäbchen und -körnchen vollständig angefüllt. Es scheint, als ob jetzt dem Ei besonders von der mesometrischen Seite her Nahrungsstoffe in Menge zugeführt würden. Nur so erklärt sich die in kurzer Zeit vor sich gehende enorme Vergrößerung der Keimblase. Die Hauptquelle der Ernährung scheint der Bluterguß zu sein, der das jetzt stark erweiterte ursprüngliche Uteruslumen einnimmt und bis an die Zellen des Ectoplacentarconus reicht. Dieser besitzt nur geringe Breite und besteht zum Teil aus lockerem Gewebe, so daß eine Diffusion leicht erfolgen kann. Die vorhin beschriebene Gestaltung des Uteruslumens ist wesentlich anders als bei den andern verwandten Nagern, bei denen das Uteruslumen auf einen ganz kleinen, mesometrisch gelegenen abgeschlossenen Rest reduziert ist. Beim Hamster erhält sich das Uteruslumen und seine offene Verbindung mit der Deciduahöhle noch lange Zeit und weist in dieser Beziehung große Ähnlichkeit mit dem Eichhorn auf, bei dem sich

nach den Beobachtungen MÜLLERS (49) dieselbe Erscheinung zeigt. Rings um das Uteruslumen bilden die Blutcapillaren ein System zusammenhängender, weiter, dünnwandiger, teilweise mit Blut erfüllter Räume, sog. Blutsinus. Auch die kleineren Blutextravasate in der näheren Umgebung des Eies, zum Teil hervorgerufen durch die Tätigkeit der Riesenzellen, spielen bei Ernährung des Eies eine Rolle, da auch der Dottersack Secret enthält und der äußere Rand der hohen Entodermzellen stark eosin-, also auch hämoglobinhaltig erscheint.

Die Keimscheibe selbst besitzt in diesem Stadium eine ziemliche Ausdehnung. Gegen die Amnionhöhle hin liegt das ziemlich breite, aus dunklen Zellen zusammengesetzte Ectoderm, dann folgt das lockere Mesoderm und gegen die Dottersackhöhle hin das im Bereich der Keimscheibe plattzellige einschichtige Entoderm. Abgesehen von der dorsalen Wölbung der Keimscheibe ist hier kein nennenswerter Unterschied von den Embryonalanlagen der übrigen Amnioten zu bemerken. Da es mir gelang, unter der Lupe unter Beobachtung größter Vorsicht eine Keimblase dieses Stadiums im mütterlichen Gewebe zu isolieren und so die Keimscheibe von der Unterseite her sichtbar zu machen, außerdem aber durch die gesamte Keimanlage bei verschiedenen Keimblasen desselben Uterus Median-, Quer- und Flächenschnitte anzufertigen (vgl. Textfig. 10, 11, 12), war es mir möglich, ein genaues Bild dieser Keimscheibe zu erhalten.

Auf den Querschnitten (vgl. Textfig. 10) erkennt man, daß das Ectoderm in seiner Längsrichtung die Medullarwülste bildet und sich in der Mitte zur Medullarfurche vertieft. Die äußeren Ränder der Medullarplatten haben sich noch an keiner Stelle einander genähert, so daß von der Bildung des Medullarrohres noch nichts zu sehen ist. Das Mesoderm besteht aus einem lockeren Gefüge von protoplasmaarmen, unregelmäßigen Zellen. Es ist an den meisten Stellen von den beiden andern Keimblättern durch einen Spalt getrennt. Das Mesoderm selbst ist in das Darmfaserblatt und in das Hautfaserblatt gespalten. Die Trennung ist besonders deutlich im Bereich der Interamnionhöhle, die von diesen beiden Blättern eingeschlossen wird und deshalb auch von DUVAL (2) als cavité pleuro-péritonéale oder als coelome externe bezeichnet wurde, letzteres zum Unterschied vom coelome interne, das im Bereich der Keimscheibe auftritt. In die Pleuroperitonealhöhle hinein wächst vom hinteren Ende der Keimscheibe aus die Allantois (vgl. Textfig. 11). Sie stellt in diesem Stadium eine solide Mesodermknospe dar, die aus locker zusammengefügten Zellen besteht. Eine

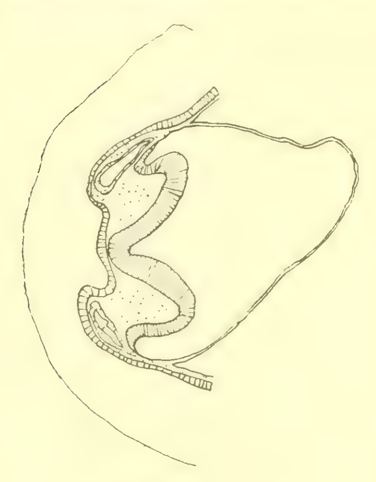
Höhlung ist in ihr nicht vorhanden. Diese Art der Allantoisbildung steht in Gegensatz zu den Vorgängen bei den meisten übrigen Tieren, bei denen sich die Allantois als Ausstülpung des hinteren Urdarmes bildet. Die Bildung der Allantois läßt sich besonders gut auf Längsschnitten durch die Keimscheibe erkennen. Auf diesen bemerkt man auch, daß die Kopfpartie der Keimanlage sich in das Innere der Amnioshöhle einzustülpen beginnt, während die Schwanzpartie noch flach ausgebreitet ist und nur durch eine kleine Vertiefung unter der Allantois die Allantois- oder hintere Darmpforte erkennen läßt. Die vordere Darmpforte ist im Flächenbilde (vgl. auch Flächenschnitt 15) durch eine quer verlaufende, etwas gebogene Einfaltung angedeutet. Die Längsschnitte (vgl. Textfig. 11) ergeben ein ähnliches Bild wie die Fig. 43, Taf. IV von SELENKA (71), die einen Medianschnitt durch eine Keimblase der Maus darstellt, bei der der Amnionnabel noch vorhanden ist. Hier zeigt sich, daß die vordere Darmpforte schon ziemlich tief



Textfig. 13. Textfig. 14.

eingedrungen ist. Auf Schnitten in der Längsrichtung des Uterus senkrecht zum Mesometrium, also auf Flächenschnitten (vgl. Textfig. 12) durch den antimesometrischen Teil der stark gewölbten Keimanlage sind Kopf- und Schwanzpartie einander parallel und zu gleicher Zeit quer durchschnitten. Auf Flächenschnitten ist auch deutlich zu erkennen, daß die an der Mündung breite Darmpforte (vgl. Textfig. 15) sich beim tieferen Eindringen verschmälert und auf dem Querschnitt (vgl. Textfig. 14) kreisförmig wird. Außerdem sind beiderseits Teile des Cöloms zu sehen, die sich vor dem Kopfdarm vereinigen, wie die Textfig. 13, 14 und 15 zeigen, die Schnitte einer Serie darstellen, von der

auch Textfig. 12 genommen ist. Wir erhalten hier ein ähnliches Bild, wie es RAVN (86) in seiner Fig. 2 bei der Maus zur Darstellung bringt. Auch hier verbinden sich die beiderseitigen embryonalen Cölomspalten durch ein bogenförmiges Stück, das von FLEISCHMANN als pericephales Cölom bezeichnet wurde, während RAVN (86) es als »den pericephalen Abschnitt des embryonalen Cöloms« benannte. Ursegmente sind in diesem Stadium vier vorhanden, und zwar in der kopfwärts gerichteten Hälfte der Keimscheibe (vgl. Textfig. 11). In dem andern Teil sind Haut- und Darmfaserblatt noch getrennt; längs des peripheren Randes der Parietalzone ist dieses embryonale Cölom sowohl vorn wie seitlich durch das Zusammentreten der beiden Mesodermblätter vom extraembryonalen Cölom geschieden.



Textfig. 15.

In dem folgenden Stadium hat die Bildung des Herzens begonnen. In den pericephalen Abschnitt des embryonalen Cöloms hat sich auf beiden Seiten der Medianlinie von der Ventralseite her eine kleine Wölbung vorgestülpt, in der eine Lichtung aufgetreten ist, die allererste Anlage des Herzens. Im allgemeinen ist die Keimanlage nicht verändert. Der Kopfteil ist etwas tiefer in die Amnionhöhle eingestülpt. Der übrige Teil der Keimscheibe hat infolge ihrer Größenzunahme und des geringen vorhandenen Platzes eine transversale Faltung erhalten, so daß die noch immer offene Medullarfurche nicht mehr eine gerade, sondern eine gebogene Linie darstellt. Infolgedessen ist es auch nicht mehr möglich, Längsschnitte herzustellen. Ich erhielt in diesem Stadium fast dieselben Bilder, wie sie DUVAL (2) in seinen Abbildungen 119 und 120 von der Ratte darstellt. Es kommt in diesem Stadium vor, daß man die Kopfpartie im Längsschnitt, den hinteren Teil der Keimscheibe im Querschnitt trifft. Von der Bildung der Chorda ist auch in diesem Stadium nichts zu bemerken. Die Ectoplacentarhöhle ist bis auf einen schmalen Spalt verschwunden. Die untere Begrenzung derselben wird nahezu von der Allantois berührt. Diese stellt eine massive Mesodermknospe ohne größere Höhlung dar. Der Hamster weist also auch in der Bildung der Allantois Ähnlichkeiten mit den Mäusen und Ratten auf. Auch hier stellt die Allantois keine ausgehöhlte

Blase dar, die im Innern von Entoderm bekleidet ist, wie dies für das Kaninchen, das Eichhörnchen und den Ziesel (Fleischmann [4]) gilt, während die Entodermbekleidung der Allantoisblase und das kleine Lumen derselben bei dem Meerschweinchen (Duval [2]) schon frühzeitig verschwindet. Die Allantois hat beim Hamster nur den Zweck, später die Blutgefäße dem Chorion zuzuführen.

Die übrigen Stadien, die mir vom Hamster zu Gebote standen, waren weniger zahlreich, so daß sie keine vollständige Reihe bildeten. Da aber bis jetzt noch keine älteren Embryonen des Hamsters beschrieben wurden, will ich wenigstens im allgemeinen kurz den weiteren Entwicklungsgang charakterisieren.

Die äußere Körperform des Hamsterembryo entwickelt sich, abgesehen von einigen Einzelheiten von untergeordneter Bedeutung, genau so wie die der übrigen Mammalien. Unterschiede von der Entwicklung des genau untersuchten Kaninchens und andrer Mammalien werden dadurch bedingt, daß die Keimscheibe keinen Teil einer großen Kugel, deren Konvexität von dem Ectoderm eingenommen wird, ausmacht, sondern einer kleineren Kugel angehört, deren Ectoderm die Konkavität einnimmt. Diese Erscheinung ist, wie wir schon gesehen haben, dadurch zu erklären, daß die mesometrisch gelegene Wand des Dottersackes sich in die Keimblase einstülpt. Dadurch erhält die Keimscheibe die Form einer Glocke, deren Inneres das Ectoderm bildet. Da sich nun der Körper des Embryo durch ventrale Einfaltungen wie bei den übrigen Tieren bildet, entstehen bei Bildung der vorderen und hinteren Darmpforte starke Krümmungen des Embryo. Die geringe Größe der Amnionhöhle verhindert eine Längenausdehnung der Keimscheibe. Dadurch bilden sich in dem Maße, wie die Keimanlage an Länge zunimmt, transversale Faltungen, so daß ihre Längsachse, wie wir in dem zuletzt beschriebenen Stadium gesehen haben, seitliche Biegungen macht. Es ist also während dieser Periode nicht mehr möglich, Längsschnitte durch die ganze Keimanlage herzustellen. Es wird dadurch das Studium der Embryonalentwicklung dieses Tieres sehr erschwert, da sich die einzelnen Teile der Schnittserien nur schwer deuten lassen. Das gilt besonders auch dann, wenn sich der Embryo vom Dottersack abschnürt, und die Verbindung des Darmes und der Dottersackhöhle nur noch durch einen dünnen Kanal, den Ductus omphalomesentericus, dargestellt wird. Infolge der geringen Ausdehnung der Höhlungen des Eies krümmt sich der Embryo jetzt noch mehr. Er wird vom Amnion dicht umschlossen. In diesem Stadium sind die Embryonen spiralig

gewunden, weisen aber im übrigen keine wesentlichen Unterschiede gegen entsprechende Stadien verwandter Tiere auf. Das zeigt sich auch bei einer Reihe größerer Embryonen, die ich zu untersuchen Gelegenheit hatte.

Düsseldorf, im April 1907.

Literaturübersicht über die intrauterine Entwicklung der Nagetiere.

A. Allgemeines.

1. E. Selenka, Studien über Entwicklungsgeschichte der Tiere. III. Die Blätterumkehr im Ei der Nagetiere. Wiesbaden 1884.
2. M. Duval, La placenta des rongeurs. Journ. Anat. et Phys. Paris 1889—1892.
3. A. Fleischmann, Embryologische Untersuchungen. 2. Heft. Wiesbaden 1891.
4. — Der einheitliche Plan der Placentarbildung bei Nagetieren. Sitz.-Ber. Preuß. Ak. Wiss. Berlin 1892.
5. J. Biehringer, Über die Umkehr der Keimblätter bei den Nagetieren. Biol. Cbl. X. 1891.
6. R. Kolster, Zur Kenntnis der Embryotrophe beim Vorhandensein einer Decidua capsularis. Anat. Hefte. Bd. XXII.
7. A. Hubrecht, Die Phylogenese des Amnions und die Bedeutung des Trophoblastes. Verh. Kon. Ak. Wet. Amsterdam 1895.

B. Spezielles.

a. *Lepus cuniculus.*

8. F. Keibel, Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere. 5. Heft. Ch. Minot and E. Taylor, Normal plates of the development of the rabbit (Lepus cuniculus). Jena 1905.
9. A. Rauber, Die erste Entwicklung des Kaninchens. Sitz.-Ber. Naturf. Ges. Leipzig 1875.
10. V. Hensen, Entwicklung des Kaninchens und Meerschweinchens. Zeitschr. Anat. u. Entwicklungsgesch. 1876.
11. A. Kölliker, Die Entwicklung der Keimblätter des Kaninchens. Festschr. 300jähr. Univ. Würzburg 1882.
12. — Über die Chordahöhle und die Bildung der Chorda beim Kaninchen. Sitz.-Ber. Phys. med. Ges. Würzburg 1883.
13. F. Carius, Über den Kopffortsatz des Kaninchens. Sitz.-Ber. Marb. Ges. 1887.
14. — Über die Entwicklung der Chorda und der primitiven Rachenhaut beim Meerschweinchen und Kaninchen. Marb. Diss. 1888.
15. Fr. Keibel, Zur Entwicklungsgeschichte der Chorda bei Säugern (Meerschweinchen und Kaninchen). Arch. Anat. Physiol. 1889.

16. C. Rabl, Die Entwicklung des Gesichtes. Tafeln zur Entwicklungsgeschichte der äußeren Körperform der Wirbeltiere. 1. Heft: Das Gesicht der Säugetiere (Kaninchen, Schwein, Mensch). Leipzig 1902.

17. P. François, Recherches sur le développement des vaisseaux et du sang dans le grand épiploon du lapin. Arch. Biol. XIII. 1894.

18. F. v. Hochstetter, Über die Entwicklung der Arteria vertebralis beim Kaninchen, nebst Bemerkungen über die Entstehung der Ansa Vieussenii. Morph. Jahrb. XVI. 1890.

19. J. Zumstein, Über die Entwicklung der Vena cava inferior bei dem Maulwurf und bei dem Kaninchen. Anat. Hefte. I. Abt. X. 1898.

20. F. v. Hochstetter, Bemerkungen zu Zumsteins Arbeit (Nr. 19). Anat. Hefte. X. 1898.

21. F. Lewis, The intra-embryonic blood vessels of rabbits from $8^1/_2$ to 13 days. Amer. Journ. Anat. III. 1904.

22. Ph. White, Inusual origin of arteries in the rabbit. Nature. 1893. XLVII.

23. E. Zuckerkandl, Über die Entstehung der Vorderarmgefäße beim Kaninchen und bei der Katze. Verh. Anat. Ges. Jena 1893.

24. A. Brachet, Recherches sur le développement de la cavité hépato-entérique de l'Axolotl, et de l'arrière-cavité du péritoine chez les Mammifères (lapin). Arch. Biol. XIII. 1895.

25. O. van der Stricht, La première apparition de la cavité coelomique dans l'aire embryonnaire du lapin. C. R. Soc. Biol. Sér. 10. II. 1895.

26. A. Brachet, Recherches sur le développement du diaphragme et du foie chez le lapin. Journ. Anat. Phys. XXXI. 1895.

27. J. Tourneux, Sur la structure du proamnios chez l'embryon de lapin. Compt. Rend. Assoc. Franç. pour l'Avanc. Sc. Montauban 1902. Paris.

28. W. Flemming, Die ectoblastische Anlage des Urogenitalsystems beim Kaninchen. Arch. Anat. Phys. Anat. Abt. 1886.

29. J. B. Haycraft, The development of the kidney in rabbit. Intern. Monatsschr. Anat. Phys. XII. 1895.

30. E. Martin, Über die Anlage der Urniere beim Kaninchen. Arch. Anat. Phys. Anat. Abt. 1888.

31. E. Grynfellt, Sur le développement du muscle dilatateur de la pupille chez le lapin. Compt. Rend. Acad. Sci. Paris CXXVII, 1898.

32. G. Vassaux, Recherches sur les premières phases du développement de l'œil chez le lapin. Arch. d'Ophth. Paris 1888.

33. A. Würzburg, Beitrag zur Bildungsgeschichte der Iris und Retina beim Kaninchen. Cbl. med. Wiss. 1875.

34. Goette, Zur Entwicklungsgeschichte des Kaninchens. Cbl. med. Wiss. 1869.

35. Ed. van Beneden, La maturation de l'œuf, la fécondation et les premières phases du développement embryonnaire des Mammifères, d'après des recherches faites chez le lapin. Journ. Zool. V. 1876.

36. V. Hensen, Beobachtungen über die Befruchtung und Entwicklung des Kaninchens und Meerschweinchens. Zeitschr. Anat. Entw. I. 1876.

37. F. Tourneux, Sur les modifications que subit l'œuf de la lapine pendant sa migration dans l'oviducte et sur la durée de cette migration. C. R. Soc. Biol. Paris 1889.

38. F. Tourneux et G. Hermann, Sur la disparition de la zone pellucide dans l'œuf de la lapine pendant les premieres jours qui suivent la fécondation. C. R. Soc. Biol. Par. Sér. 8. 1887.
39. C. Weil, Beiträge zur Befruchtung und Entwicklung des Kanincheneies. Wien. med. Jahrb. 1873.
40. H. Strahl, Zur Bildung der Cloake des Kaninchenembryo. Arch. Anat. Phys. Anat. Abt. 1886.
41. C. Bonne, Recherches sur le développement des veines du foie chez le lapin et le mouton. Journ. Anat. Phys. Paris. XL. 1904.
42. P. van Pee, Note sur le développement du système veineux du foie chez les embryons de lapin. Journ. Anat. et Phys. XXXV. 1899.
43. H. Rouvière, Développement du sinus transverse du péricarde chez le lapin. Bibl. anat. XIII. 1904.
44. — Étude sur le développement du péricarde chez le lapin. Journ. Anat. Phys. XL. Paris 1904.
45. Ed. Retterer, Développement et constitution du tarse du lapin. C. R. Soc. Biol. Paris. Sér. 10. 1894
46 F. Hermann, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Geschmacksorgans beim Kaninchen. Arch. mikr. Anat. XXIV. 1885.
47. A. Soulié et P. Verdun, Sur les premiers développements de la glande thyroide chez le lapin et chez la Taupe. Journ. Anat. Phys. Paris. XXXIII. 1897.

b. *Sciurus vulgaris.*

48. Ed. Friserius, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von Sciurus vulgaris. Phys.-med. Ges. Würzburg 1892.
49. F. Muller, De wederzijdsche Verhouding tusschen Ei en Uterus bij de Knagdieren meer in het bijzonder bij Sciurus vulgaris. Leiden 1905.

c. *Cavia cobaya.*

50. Th. Bischoff, Entwicklungsgeschichte des Meerschweinchens. Gießen 1852.
51. — Neue Beobachtungen zur Entwicklungsgeschichte des Meerschweinchens. Abh. math.-ph. Kl. Bayer. Akad. München 1870.
52. K. Reichert, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Meerschweinchens. Arch. Anat. Phys. u. wiss. Med. Leipzig 1860.
53. F. Carius, vgl. Nr. 14.
— Über die Ausbildung des hinteren Körperendes bei Cavia. Sitz.-Ber. Marburg 1888.
54. Fr. Keibel, vgl. Nr. 15.
— Die Entwicklungsvorgänge am hinteren Ende des Meerschweinchenembryos. Arch. Anat. Phys. 1888.
55. Ch. Sivon et H. Alezais, Développement du cobaye. Arch. de Phys. X. 1898. Dass. Trav. de Phys. expér. 1900.
56. H. Salzer, Über die Entwicklung der Kopfvenen des Meerschweinchens. Morph. Jahrb. XXIII. 1895.
57. Toupet et Ségall, Contribution à l'étude du développement des vaisseaux et des globules sanguins dans l'épiploon des embryons de cobayes. C. R. Soc. Biol. Paris 1892.

58. J. ZUMSTEIN, Zur Entwicklung des Venensystems bei dem Meerschweinchen. Anat. Hefte. I. Abt. VIII. 1897.
59. G. ALEXANDER, Über Entwicklung und Bau der Pars inferior labyrinthi der höheren Säugetiere: Die Entwicklung der Pars inferior labyrinthi des Meerschweinchens (Cavia cobaya). Anz. Acad. Wien. XXXVII. 1900.
60. V. ACQUISTO, Particolarità di struttura della membrana amniotica della cavia. Monit. Zool. Ital. XIV. 1903.
61. N. LIEBERKÜHN, Querschnitte von der Anlage der Allantois und der Harnblase von Meerschweinchenembryonen. Sitz.-Ber. Marb. Ges. 1882.
62. FR. KEIBEL, Über die Harnblase und die Allantois des Meerschweinchens, nebst einer Bemerkung über die Entstehung des Nierenganges (Ureters) bei Säugern. Anat. Anz. VIII. 1893.
63. R. MEYER, Über die Beziehung der Urnierenkanälchen zum Cölomepithel nach Untersuchungen an Meerschweinchenembryonen. Anat. Anz. XXV. 1904.
64. F. v. SPEE, Über direkte Beteiligung des Ectoderms an der Bildung der Urnierenanlage des Meerschweinchens. Arch. Anat. Phys. Anat. Abt. 1884.
65. HERRMANN, Ein Beitrag zur Entwicklung des Meerschweincheneies. Verh. Ges. Gynäk. Würzburg 1904.
66. ED. RETTERER, Sur le développement et les homologies des organes génito-urinaires externes du cobaye femelle. Compt. Rend. Soc. Biol. Paris 1903.
67. F. v. SPEE, Die Implantation des Meerschweincheneies in die Uteruswand. Zeitschr. Morph. Anthr. III. 1901.
68. — Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der früheren Stadien des Meerschweinchens bis zur Vollendung der Keimblase. Arch. Anat. Phys. 1883.
69. H. TIMS, Tooth-genesis in the Caviidae. Journ. Linn. Soc. 1901.

d. Muriformes.

70. E. SELENKA, Keimblätter und Gastrulaform der Maus. Biol. Cbl. 1882.
71. — Studien über Entwicklungsgeschichte der Tiere. I. Keimblätter und Primitivorgane der Maus. Wiesbaden 1883.
72. — Über die Inversion der Keimblätter im Ei des Meerschweinchens, der Ratte und Mäuse. Sitz.-Ber. Ges. Naturf. Fr. Berlin 1884.
73. C. KUPFFER, Das Ei von Arvicola arvalis und die vermeintliche Umkehr der Keimblätter an demselben. Sitz. math.-ph. Kl. Acad. München 1882.
74. J. DISSE, Die Vergrößerung der Eikammer bei der Feldmaus (Arvicola arvalis). Arch. mikr. Anat. Bd. LXVIII. 1906.
75. — Über die Vergrößerung der Eikammer. Verh. Ges. Gynäk. Bd. XI. 1906.
76. — Die Eikammer bei Nagern, Insectivoren und Primaten. Ergebn. An. XV. 1905.
77. J. BIEHRINGER, Über die Umkehrung der Keimblätter bei der Schermaus (Arvicola amphibius). Arch. An. Phys. 1888.
78. J. RYDER, The inversion of the germinal layers in Hesperomys. Nat. Philad. 1887.
79. J. SOBOTTA, Die Entwicklung des Eies der Maus vom Schlusse der Furchungsperiode bis zum Auftreten der Amniosfalten. Arch. mikr. Anat. Bd. LXI.
80. A. NEHRING, Die Zahl der Zitzen und Embryonen bei Mesocricetus und Cricetus. Zool. Anz. XXIV. 1901.

81. G. Burkhard, Die Implantation des Eies der Maus in die Uterusschleimhaut und die Umbildung derselben zur Decidua. Arch. mikr. Anat. Bd. LVII. 1901.
82. H. Strahl, Über den Bau der Placenta. Sitz.-Ber. Marb. Ges. 1888.
83. — Untersuchungen über den Bau der Placenta. Arch. Anat. Phys. 1889—1890.
84. — Uterus post partum. Anat. Hefte III und Ergebn. XV. 1905.
85. B. Henneberg, Verhalten der Umbilicalarterien bei den Embryonen von Ratte und Maus. Anat. Anz. XVII. 1900.
86. E. Ravn, Über das Proamnion besonders bei der Maus. Arch. Anat. Phys. Anat. Abt. 1895.
87. A. Robinson, Observations upon the Development of the Segmentation Cavity, the Archenteron, the Germinal Layes and the Amnion in Mammals. Micr. sc. XXXIII. 1892.
88. V. Hensen, Bemerkungen betreffend die Mitteilungen von Selenka und Kupffer über die Entwicklung der Mäuse. Arch. Anat. Phys. Anat. Abt. 1886.
89. H. Cristiani, L'inversion des feuillets blastodermiques chez le rat albinos. Arch. Phys. path. Sér. V. 1892.
90. A. Fraser, On the inversion of the blastodermic layers in the rat and mouse. Proc. R. Soc. London 1883.
91. — Referat eines Vortrages in: The British Ass. Rep. 1882.
92. J. W. Jenkinson, A reinvestigation of the early stages of the development of the mouse. Quart. Journ. micr. Sci. 1900.
93. — Observations on the histology and physiology of the placenta of the mouse. Tijdschr. Ned. Dierk. Ver. 1902.
94. J. Sobotta, Die erste Entwicklung des Mäuseeies nach der Furchung. Verh. Anat. Ges. Bonn 1901.
95. — Die Befruchtung und Furchung des Eies der Maus. Arch. mikr. Anat. Bd. XLV. 1895.
96. A. Tafani, La fécondation et la segmentation étudiées dans les œufs des rats. Arch. Ital. Biol. XI. 1889.
97. R. Oyama, Die Entwicklungsgeschichte des Deckhaares der weißen Maus. Anat. Hefte. XXIII. 1904.
98. F. Römer, Studien über das Integument der Säugetiere. 1) Die Entwicklung der Schuppen und Haare am Schwanze und an den Füßen von Mus decumanus und einigen andern Muriden. Jen. Zeitschr. Nat. XXX. 1896.
99. A. Robinson, Observations on the earlier stages in the development of the lungs of rats and mice. Journ. An. Phys. 1889.
100. B. Henneberg, Die erste Entwicklung der Mammarorgane bei der Ratte. Anat. Hefte. XIII. 1899.
101. E. Glas, Über die Entwicklung, auch Morphologie der inneren Nase der Ratte. Anat. Hefte. XXV. 1904.
102. A. Weis, Ein postoccipitaler Wirbelkörper bei Rattenembryonen. Cbl. Phys. XIV. 1900.
103. — Die Entwicklung der Wirbelsäule der weißen Ratte, besonders der vordersten Halswirbel. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXIX. 1901.

104. R. Mahn, Bau und Entwicklung der Molaren bei Mus und Arvicola. Morph. Jahrb. XVI. 1890.
105. M. Meyerheim, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der Schneidezähne bei Mus decumanus. Diss., Leipzig 1898.
106. F. Roetter, Über Entwicklung und Wachstum der Schneidezähne bei Mus musculus. Morph. Jahrb. XV. 1889.
107. B. Sachse, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der Schneidezähne bei Mus musculus. Monatsschr. Zahnk. Leipzig. XIII. 1895.
108. E. Zuckerkandl, Die Entwicklung der Schilddrüse und der Thymus bei der Ratte. Anat. Hefte. Abt. I. XXI. 1903.

Über den feineren Bau der Gordiuslarven.

Von

Alexander Schepotieff

(St. Petersburg).

Mit Tafel XI.

Die allgemeine Organisation der eigentümlichen Larven der Gordiaceen ist genauer erst von VILLOT im Jahre 1874 und teilweise von CAMERANO im Jahre 1889 untersucht worden, während die früheren Forscher (GRUBE, 1849; LEIDY, 1852; MEISSNER, 1856), wie auch einige spätere (VEJDOVSKÝ, 1886; LINSTOW, 1889; RAUTHER, 1905), die die Gordiaceen untersucht haben, sich entweder auf das Stadium der ererwachsenen Tiere beschränkten oder nur ganz oberflächlich die äußere Körperform der Larven betrachteten, ohne auf ihre innere Anatomie einzugehen.

Der ganze Entwicklungsgang der Gordiaceen ist bekanntlich folgender:

1) Die Eier, die mit einer besonderen Umhüllung versehen sind, werden vereinigt in Gestalt längerer Schläuche abgelegt. Alle Hüllen verschmelzen zu einer maschigen Masse (Fig. 1, Taf. XI). Die Eier entwickeln sich zu länglichen mit Rüssel und Stacheln bewaffneten Larven — erstes Larvenstadium — oder »Embryos« nach VILLOT (1881). Die Larven bleiben eine Zeitlang in den Hüllen eingeschlossen (incystierte Larven) und gehen später aus den Hüllen ins Wasser, wo sie kurze Zeit frei leben (freie Larven).

2) Mit Hilfe ihrer Bewaffnung dringen die freien Larven des ersten Stadiums in die Körper von Insekten oder deren Larven ein, wo sie sich nochmals encystieren — zweites Larvenstadium oder »Larves« nach VILLOT. Hier entwickeln sie sich weiter oder wechseln ihren Wirt nochmals, so daß zwei sekundäre Larvenstadien durch eine kurze Periode freien Lebens unterbrochen aufeinander folgen, die erste im Körper von Insekten, die zweite gewöhnlich in dem von Fischen.

3) Die frei gewordenen Larven des zweiten Stadiums verlieren ihre äußeren Anhänge und wandeln sich in die geschlechtsreifen **erwachsenen Tiere** um.

Die äußere Körperform der Larven des ersten Stadiums, sowohl der noch in den Eihüllen encystierten als auch der frei lebenden, erinnert bei flüchtiger Betrachtung außerordentlich an die der Echinoderiden. Ein genauer Vergleich zwischen beiden hat jedoch von den früheren Forschern nicht durchgeführt werden können, da die Organisation von *Echinoderes* selbst nur sehr ungenügend bekannt war. Da ich Gelegenheit gehabt habe, die Organisation der Echinoderiden aus eigner Anschauung kennen zu lernen (SCHEPOTIEFF, 1907), beabsichtige ich in dieser Mitteilung diesen Vergleich etwas genauer durchzuführen. Dank der Liebenswürdigkeit des Herrn Prof. LAUTERBORN konnte ich ein reiches Material an encystierten Larven des ersten Stadiums von *Gordius aquaticus* Duj., die an die Echinoderiden erinnern, erlangen, wofür ich ihm hier meinen herzlichsten Dank ausspreche. Die Larven, die ich zu meiner Verfügung hatte, waren außerordentlich klein. Die größten von ihnen erreichten kaum 50 μ in der Länge, und die meisten befanden sich in kontrahiertem Zustande. Die Untersuchung wurde hauptsächlich an möglichst dünnen Schnittserien durchgeführt, doch waren dickere Schnitte als 3 μ für die histologische Untersuchung schon nicht brauchbar. Als beste Färbungsmethoden wurden einerseits Toluidinblau mit Hämatoxylin, anderseits Safranin mit BLOCHMANNscher Flüssigkeit angewandt. Die Betrachtung der Totalpräparate ergab wenig Neues.

1) **Die allgemeine Körperform.** Der Körper der *Gordius*-Larven (Fig. 2, 3, 4, 32) besteht aus drei scharf abgesonderten Abschnitten: dem Rüssel, der Halsregion und dem Rumpf.

Der Rüssel (*Rs*, Fig. 2, sowie Fig. 26, 27, 29—32) ist ein Bewegungsorgan des Körpers, indem er sich lebhaft aus- und einstülpt. Bei den encystierten Exemplaren ist er oft mehr oder weniger eingestülpt (*L*, Fig. 1). Er kann sich vollständig ins Innere des Körpers zurückziehen, und bei kontrahierten Exemplaren ist äußerlich nichts zu erkennen (Fig. 3). An dem völlig ausgestülpten Rüssel (Fig. 4) kann man zwei Partien unterscheiden: eine vordere, breitere (*vRs*) und eine hintere, schmälere (*hRs*), die nach hinten sich wieder etwas erweitert. Von der Seite sieht die vordere Rüsselpartie dreieckig aus. An ihrer Vorderspitze liegt terminal die Mundöffnung. Im Querschnitt sieht der Rüssel bis zu seiner hintersten Partie ebenfalls dreieckig aus (*Rs*,

Fig. 8; *vRs*, Fig. 11—13). Nur sein schwach gewölbter Basalteil (*hRs*, Fig. 4) ist im Querschnitt oval oder polygonal (*hRs*, Fig. 14 u. 15). Die Oberfläche des Rüssels ist mit einer sehr dicken Cuticula bedeckt. Diese bildet längs jeder Ecke der dreieckigen Rüsselpartie eine besondere, nach innen gerichtete stabförmige Verdickung, die auch äußerlich leicht erkennbar ist (Längsverdickungen oder Längsleisten, *Lv*, Fig. 4, 8 u. 13). Diese Verdickungen sind vorn sehr schmal, stabförmig, in der hinteren basalen Partie des Rüssels erweitern sie sich zu besonderen flachen, breiten Platten. Alle Verdickungen setzen sich vorn in kurze Stacheln oder Zähne (Mundzähne, *Mz*, Fig. 4 u. 11) fort, die die Mundöffnung umgeben. Zwischen je zwei Zähnen bildet die Cuticula des Rüssels nach vorn einen kurzen, halbkreisförmigen Vorsprung oder eine Lippe.

Die Halsregion (*Hr*, Fig. 2, 3 u. 32), die bei kontrahierten Exemplaren die Vorderspitze des Körpers bildet (Fig. 3), ist auch größtenteils ins Innere zurückziehbar. Bei den ganz ausgestreckten Tieren wölbt ihre vordere Partie sich stets etwas stärker als die hintere. Im Querschnitt sind beide Partien der Halsregion ganz kreisrund (Fig. 9 u. 10).

Die vordere Partie der Halsregion (*vHr*, Fig. 4) ist mit Stachelkreisen umgeben. Im ganzen kann man vier Kreise nach hinten gebogener Stacheln oder Haare erkennen:

1) Der vordere Kreis (Skr^1, Fig. 3) besteht aus sehr kurzen und feinen Haaren, deren Zahl ich mit Sicherheit nicht feststellen konnte.

2) Der zweite Kreis (Skr^2, Fig. 4 u. 11) besteht aus sieben großen Stacheln, deren basale Teile breit sind und in feine haarförmige Spitzen ausgehen.

3) Der dritte Kreis (Skr^3, Fig. 4) besteht aus kleineren dünnen Stacheln, die zahlreich sind (bis etwa 12).

Alle diese Kreise liegen ziemlich nahe nebeneinander. Die Oberfläche der vorderen Halspartie zwischen der Rüsselbasis und den Stachelkreisen ist mit einer dünnen glatten oder nur schwach gerunzelten Cuticula überzogen.

4) Vierter Kreis (Skr^4, Fig. 4 u. 9). An der Grenze zwischen der vorderen und der hinteren Halspartie, also in einem größeren Abstande von den übrigen Kreisen, liegt noch einer von sieben breiten und kräftigen Stacheln, die länger sind als die aller übrigen Kreise.

Die hintere Halspartie (*hHr*, Fig. 4) unterscheidet sich von

der vorderen dadurch, daß ihre Cuticula nicht glatt ist, sondern in der Richtung der Längsachse des Körpers deutlich gefaltet.

Der Rumpf besteht aus zwei bestimmt voneinander unterscheidbaren Partien: aus einer vorderen (*vR*, Fig. 2—4 u. 32) und einer hinteren (*hR*), die ventralwärts stark nach vorn gebogen und zugespitzt ist. Die vordere Partie ist bei den kontrahierten Larven stets fast doppelt so breit als die hintere (Fig. 3). Bei den ausgestreckten ist die Breite der beiden Partien fast gleich (Fig. 2).

Die Oberfläche der vorderen Partie des Rumpfes ist mit einer ziemlich dicken und deutlich quergefalteten Cuticula bedeckt. Die regelmäßige Anordnung der Querfalten deutet auf eine Art äußerer Gliederung hin, die sich aber nur auf die Cuticularhülle erstreckt. Es lassen sich zehn bis zwölf Querfalten erkennen (*Qf*, Fig. 2 u. 3). An der hinteren Rumpfpartie tritt eine viel feinere Querfaltung hervor, aber nur an ihrer proximalen Hälfte. Die Endspitze des Rumpfes ist, wie die Oberfläche der vorderen Halsregion, glatt oder nur unregelmäßig und schwach gerunzelt.

Die vordere Rumpfpartie ist im Querschnitt kreisrund oder oval, die hintere dagegen hat an ihrer Ventralfläche eine schmale, aber deutlich erkennbare Vertiefung, oder eine mediane ventrale Längsfurche (*Lf*, Fig. 17—19 u. 21). Das Hinterende des Rumpfes (Fig. 23) ist kreisförmig oder oval im Querschnitt (Fig. 22). Der After (*A*, Fig. 23) liegt ventral vor der hintersten Spitze des Rumpfes. Das Hinterende geht in eine kurze terminale Endspitze aus (*Esp*, Fig. 5—7, 23 u. 32). An beiden Körperseiten des Hinterendes, etwas hinter der Höhe des Afters, entspringt je ein langer Endstachel (*Est*, Fig. 2, 3, 5—7, 22, u. 32).

Bei der Kontraktion der vorderen Körperpartie zieht sich der Rüssel mit der vorderen Partie der Halsregion ins Innere der vorderen Rumpfpartie zurück, die sich infolgedessen erweitert, und das vordere Körperende bildet dann die längsgefaltete hintere Halspartie (*Hr*, Fig. 3). Die Basis des Rüssels liegt nahe der Rumpfbiegung (*hRs*, Fig. 25). Im Innern der vorderen Rumpfpartie bildet sich dabei eine besondere Höhle oder Rüsseltasche (*Rt*, Fig. 9—13, 27—32), die durch Einstülpung der vorderen Halsregion entsteht. Die Stachelkreise sind nun natürlich alle umgekehrt gerichtet und geordnet, wie am ausgestülpten Halse. Die vorderen Ränder der hinteren Halsregion treten bei der Einstülpung nicht miteinander in Berührung, so daß die Rüsseltasche nicht geschlossen ist, sondern mit einer weiten, kreisförmigen Öffnung nach außen mündet (*Oe*, Fig. 31 u. 32). Die

hintere Halsregion und die vordere Rumpfpartie bilden also bei kontrahierten Larven eine Art Scheide um die Rüsseltasche.

2) Der Darmkanal. Der Darmkanal zerfällt in die Mundhöhle, den Oesophagus und den eigentlichen Darm. Die von drei Mundzähnen (*Mz*, Fig. 11) umgebene Mundöffnung führt in die sehr schmale Mundhöhle oder den Schlund (*Mh*, Fig. 13 u. Mh^1, Fig. 32), der sich bis zur hinteren Rüsselregion erstreckt. Sie läßt zwei Regionen unterscheiden — eine vordere (Mh^1, Fig. 32) in der erweiterten vorderen Rüsselpartie und eine hintere (Mh^2), die im übrigen Rüssel liegt (Fig. 25). Auf den Schnitten durch den Rüssel kann man einen ziemlich dünnen protoplasmatischen Wandbelag mit kleinen länglichen Kernen an den Wänden der hinteren Rüsselpartie erkennen (Wand der hinteren Schlundregion), an der vorderen bloß die Cuticularwände (*vRs*, Fig. 12).

Der Oesophagus (*Oe*, Fig. 16, 25, 26, 29, 30—32) stellt ein kurzes, ovales Gebilde dar, das aus acht Zellen gebildet und sehr scharf von den übrigen Darmpartien abgesondert ist. Die Zellgrenzen sind nicht erkennbar. Die acht großen blasigen Kerne der Oesophaguszellen sind auch auf den Totalpräparaten der Larven leicht sichtbar und liegen in zwei Kreisen — vier vorn und vier hinten.

Der eigentliche Darm (*D*, Fig. 17—21, 23, 25, 29—32) ist in seiner vorderen Partie breit; in der hinteren verschmälert er sich allmählich zu einem sehr dünnen Strang, der bis zum ventralen After reicht. Die vordere Partie des Darmes, die man als Magen bezeichnen kann, besitzt bei den kontrahierten Larven ein leicht erkennbares, im Querschnitt dreieckiges oder spaltförmiges Lumen (*D*, Fig. 17 u. 18). Ihre Wände bestehen aus sehr großen Zellen mit feinkörnigem Protoplasma und großen ovalen Kernen (*K*, Fig. 30). Die Grenzen der Darmzellen konnte ich nur in der vorderen Darmpartie unterscheiden (*D*, Fig. 17). Das Protoplasma der Darmzellen färbt sich gewöhnlich so stark, daß der Darm oft wie eine homogen gefärbte dunklere Masse aussieht (z. B. *D*, Fig. 20). In der Mitte der hinteren Rumpfpartie liegen die Anlagen der Genitalorgane (*G*, Fig. 6, G^1 u. G^2, Fig. 7), die den Darm entweder dorsoventral abplatten oder beiderseits so stark pressen, daß er auf den Querschnitten nur als ein sehr schmaler Protoplasmastrang ohne inneres Lumen oder erkennbare Kerne erscheint (*D*, Fig. 19—21). In der schmalen hintersten Darmpartie (*D*, Fig. 23) konnte ich nur wenige kleinere Kerne unterscheiden. Die Zellgrenzen und ein inneres Lumen sind nicht wahrnehmbar.

Bei den ausgestreckten Exemplaren liegt der Oesophagus in der

Halsregion; der eigentliche Darm erstreckt sich bis zur Höhe der vordersten Rumpfpartie. Bei den kontrahierten Exemplaren liegt der Oesophagus in der vorderen Rumpfpartie vor der Rumpfbiegung. Der eigentliche Darm fällt dann gänzlich in die hintere Rumpfpartie. Bei den ausgestreckten Exemplaren ist er viel schmäler, als bei den kontrahierten und läßt kein inneres Lumen erkennen.

3) Körperwand und Leibeshöhle. Der Körper der Larven ist mit einer ziemlich dicken Cuticula (*Cut*, Fig. 8, 10, 12, 15, 17, 18, 28—30, 32) bedeckt; besonders dick ist sie um den Rüssel (*Cut*, Fig. 8). Eine besondere Epithellage oder eine kontinuierliche Hypodermisschicht an der inneren Fläche der Cuticula fehlt entweder den *Gordius*-Larven oder sie ist zu schmal, um sie auf den Schnitten überall erkennen zu können. Im Rüssel liegt die Cuticula unmittelbar auf den Schlundzellen (*hRs*, Mh^2, Fig. 25). In der Halsregion sieht man auf den Schnitten zwischen Cuticula und Darmkanal ein verzweigtes Protoplasmanetz, eine Art Parenchym (*Par*, Fig. 13, 25—28) mit vielen einschichtig angeordneten Kernen und großen Vacuolen oder Zwischenräumen. Die Zellgrenzen sind hier nirgends zu sehen. Die protoplasmatischen Fortsätze sind gewöhnlich senkrecht zur Cuticula gerichtet, die Zwischenräume erscheinen einschichtig und regelmäßig angeordnet, wie das z. B. an Fig. 10 u. 12 (*Zr* und *Par*) hervortritt.

Eine freie Leibeshöhle ist in Gestalt eines schmalen Lumens zwischen den Parenchymzellen nur in der vorderen Rumpfpartie der ausgestreckten Tiere erkennbar. Bei den kontrahierten ist sie vollständig durch die Rüsselscheide verdrängt. In der vorderen Rumpfpartie liegen die Kerne des Parenchyms bei kontrahierten Larven in zwei Schichten zwischen der äußeren Cuticula des Rumpfes und der eingestülpten Cuticula der Halsregion. Auf den Querschnitten durch die vordere Rumpfpartie der kontrahierten Larven sieht das Parenchym ebenfalls wie eine Anzahl schmaler, senkrecht zu der äußeren Cuticula angeordneter Schichten aus, die durch fast gleiche Zwischenräume voneinander getrennt sind. Besonders regelmäßig ist die Anordnung der Zwischenräume in der hintersten Rumpfpartie, wo sie sehr groß und verlängert sind (*Zr*, Fig. 17 u. 18) und wo das Parenchym, abgesehen von einer schmalen protoplasmatischen Schicht um den Darm oder die Gonadenanlagen (*Par*, Fig. 17), in Gestalt von zwölf senkrecht zur Cuticula angeordneten Längslamellen auftritt (*Ll*, Fig. 17 u. 18). Die Kerne der Parenchymzellen liegen einschichtig entweder in der den Darm umhüllenden Schicht oder, was seltener ist, innerhalb jener

Längslamellen (Fig. 18). Im hintersten Abschnitt des Rumpfes, hinter den Gonadenanlagen, sind die Zwischenräume kleiner und wieder unregelmäßig angeordnet, so daß auf den Schnitten das Parenchym (*Par*, Fig. 22 u. 23) wie ein protoplasmatisches Netz mit vielen ziemlich großen Kernen aussieht. In der vordersten Partie des Rumpfes liegt ein Paar sich stark färbender länglicher Gebilde oder Zellen (*Ex*, Fig. 27 u. 28), die birnförmig und nach hinten angeschwollen sind (*Exc*, Fig. 32). Nach vorn verschmälern sie sich in einen Strang (Fig. 27), der sich nach der dorsalen Körperseite umbiegt und bis zur äußeren Cuticula verfolgt werden kann.

4) Nervensystem. Villot (1874) hat bei den *Gordius*-Larven ein besonderes »Excretionsorgan« beschrieben, das auf der Dorsalfläche des Oesophagus liegt und aus acht großen blasigen Zellen besteht. Wie aus dem Studium der Schnittserien, besonders der Querschnitte, hervorgeht, ist dieses »Excretionsorgan« nichts andres als das dorsale Cerebralganglion, das in Gestalt einer breiten Schicht über der vorderen Partie des Oesophagus liegt und die Basis des Rüssels umfaßt (*Cgl*, Fig. 14, 25, 26, 28—32). Es ist wegen seiner starken Färbbarkeit auch bei schwächeren Vergrößerungen leicht erkennbar. Vorn bildet das Cerebralganglion je einen seitlichen Lappen, die sich bei den kontrahierten Larven bis zur Höhe der Mittelpartie des Rüssels erstrecken (*Cgl*, Fig. 26). An beiden Seiten ist das Cerebralganglion stark angeschwollen und setzt sich um die vordere Partie des Oesophagus auf die ventrale Körperseite fort (*Cgl*, Fig. 14 u. 30), so daß hier eine Art Schlundring hervortritt. Auf den Querschnitten sieht das Cerebralganglion wie eine sich stark färbende gestreifte Protoplasmamasse aus, worin ovale Ganglienzellen (*Cgl*, Fig. 14) liegen. Hinter dem Cerebralganglion ist ein Aggregat von Parenchymzellen vorhanden (*Par*, Fig. 15). Das Cerebralganglion liegt dicht auf dem Oesophagus oder auf den hinteren Fortsetzungen der Längsverdickungen des Rüssels, verändert also bei der Kontraktion seine Lage ebenso wie der Oesophagus, und zieht sich bis zum hinteren Abschnitt der vorderen Rumpfpartie zurück.

5) Muskulatur. Ich habe bei den *Gordius*-Larven nur die Bewegungsmuskulatur der vorderen Körperpartie aufzufinden vermocht. Auf den Schnitten durch diese sieht man leicht sieben dicht an der Cuticula anliegende Längsmuskelfasern (*Lm*, Fig. 9, 11, 13, 24), die ich als Retractoren der vorderen Körperpartie bezeichne. Im Querschnitt

sehen sie wie hohe dreieckige Gebilde aus (*Lm*, Fig. 13). Proximalwärts beginnen sie an der Grenze zwischen der hinteren und der vorderen Rumpfpartie und verlaufen bis zur Basis des zweiten Stachelkreises der Halsregion. Abgesehen von diesen Längsmuskeln, habe ich in der vorderen Rumpfpartie zwei Paar schief gehender dorsoventraler Muskeln gefunden (*drM*, Fig. 25, 29, 32), deren Zahl ich nicht mit Sicherheit feststellen konnte, da sie sehr schmal sind.

Bei Kontraktion der Längsmuskeln zieht sich die vordere Partie der Halsregion nach hinten in die vordere Rumpfpartie zurück und nimmt auch den Rüssel mit sich, wobei die vordere Rumpfpartie etwas breiter wird. Die Ausstülpung des Rüssels muß meiner Ansicht nach durch den Druck der Leibeshöhlenflüssigkeit erfolgen, die durch die Zurückziehung des Volumens der vorderen Rumpfpartie wegen der Kontraktion der dorsoventralen Muskeln hervortritt.

6) Gonaden. In der hinteren Rumpfpartie kleinerer Larven befindet sich eine große unpaarige Blase, die dorsal auf dem Darmkanal liegt (*G*, Fig. 6). Bei den meisten Larven, die ich beobachten konnte, teilt sie sich in zwei, die seitlich vom Darmkanal liegen (G^1, G^2, Fig. 7, 20 u. 32). Ich habe alle Stadien der Teilung verfolgen können (z. B. *G*, Fig. 21). Wie erwähnt, wird der Darmkanal von diesen Blasen sehr stark gepreßt (*D*, Fig. 19—21). Sowohl die unpaarige dorsale Blase, als auch die paarigen seitlichen bestehen aus einer Hülle und einer inneren gallertartigen, sich stets sehr schwach färbenden, vollständig homogenen Masse.

Die Hülle (*Hl*, Fig. 7, 19, 30), die stets sehr deutlich sichtbar ist, stellt eine schmale, sich stark färbende Schicht dar, in der ziemlich große, platte Kerne liegen, einer an der vorderen, einer an der hinteren Partie der Blase und einer bis drei seitlich. Die innere Masse war bei allen von mir untersuchten Exemplaren durch einen ziemlich breiten Zwischenraum von der Hülle getrennt. Villot (1874) bezeichnete diese Blasen irrtümlicherweise als seitliche Taschen des Darmes. Sie sind aber, wie man nach Vergleich mit erwachsenen Tieren beurteilen kann, die ersten Anlagen der Genitalschläuche. Sie fehlten keinem der von mir beobachteten Larvenexemplare.

7) Verwandtschaft. Der allgemeine Bau der *Gordius*-Larven zeigt, wie in seiner äußeren Gestalt, so auch in der inneren Organisation, so viel gemeinsame Züge mit dem der Echinoderiden, daß das kaum auf einer Zufälligkeit beruhen kann. Wenn man der Anwesenheit des

Rüssels bei den *Gordius*-Larven keinen großen phylogenetischen Wert beilegen und ihn nur als ein neu erworbenes, für die Einbohrung ins Innere des Wirtskörpers bestimmtes Organ betrachten will, das sich mit solchen Gebilden, wie z. B. die Stilette der Cercarien, vergleichen läßt, haben wir immerhin noch eine Anzahl wichtiger Übereinstimmungsmerkmale in der äußeren Körpergestalt beider Gruppen. Hierher gehören, abgesehen von der Teilung des Körpers in Rüssel, Halsregion und Rumpf, noch die Zurückziehung des Rüssels und der vorderen Halsregion ins Innere des Rumpfes (Bildung der Rüsselscheide), die Anwesenheit mehrerer Stachelkreise und der Längsfaltung der Oberfläche der hinteren Halsregion bei beiden Gruppen, die ventrale mediane Längsfurche in der hinteren Rumpfpartie und endlich die Endborsten. Die Querfaltung der äußeren Cuticula des Rumpfes der *Gordius*-Larven kann man mit der Segmentierung des *Echinoderes*-Rumpfes vergleichen. Äußerlich ist die Teilung des Rüssels in eine vordere und eine hintere Partie bei beiden Gruppen dieselbe. Man kann also sagen, daß die *Gordius*-Larven ebenso sehr an die Echinoderiden erinnern, wie die Tornarien an die Larven der Echinodermen.

In der inneren Organisation erblicken wir eine noch größere Übereinstimmung: der allgemeine Verlauf des Darmkanals, seine Teilung in die Mundhöhle, den ovalen Oesophagus und den eigentlichen Darm, die paarigen, seitlich vom Darmkanal liegenden Gonaden oder deren Anlagen sind bei beiden Gruppen gleich. Das Cerebralganglion hat bei den *Gordius*-Larven dieselbe Lage gegenüber den andern Organen und dasselbe äußere Aussehen, wie bei den Echinoderiden. Bei den letzteren haben wir bekanntlich (Schepotieff, 1907) drei Paar Excretionsorgane. Von diesen liegt das vordere Paar in der vordersten Rumpfpartie in Gestalt eines Paares seitlicher birnförmiger Organe mit einer erweiterten äußeren und einer dünneren inneren Partie, die sich dorsal öffnet. Die dunkleren seitlichen Zellen der vorderen Rumpfpartie der *Gordius*-Larven entsprechen sowohl nach der äußeren Form, als auch ihrer Lage jenen vollständig, so daß ich sie als Excretionsorgane der *Gordius*-Larven bezeichne.

Die große Übereinstimmung in der äußeren Körperform, wie auch in der inneren Organisation zwischen den *Gordius*-Larven und den Echinoderiden zeigt, daß die Echinoderiden den Ahnen der recenten Gordiaceen sehr nahe stehen. Bekanntlich nähern sich die Echinoderiden einerseits sehr den Gastrotrichen und den Rotatorien, anderseits zeigen sie gewisse Beziehungen zu den Nematoden. Wenn wir die Gordiaceen von *Echinoderes*-ähnlichen Organismen ableiten, so erklärt sich auch

eine gewisse Übereinstimmung zwischen deren Organisation und der der Nematoden. Das Vorhandensein der bewimperten Samenleiter bei den erwachsenen Gordiaceen, die RAUTHER (1905) beschrieben hat, leider ohne Zeichnungen von ihnen zu liefern, bedarf noch der Bestätigung, wie viele von den Merkmalen, nach denen er sie mit den Anneliden vergleicht. Viele von den Eigentümlichkeiten im Körperbau der erwachsenen Gordiaceen könnten durch ihre frühere parasitische Lebensweise erklärt werden.

St. Petersburg, im November 1907.

Literaturverzeichnis.

1889. L. CAMERANO, I primi momenti della evoluzione dei Gordii. Mem. Real. Accad. Sc. Torino. Ser. 2. T. XL.

1897. — Monografia dei Gordii. Ibid. T. XLVII.

1849. G. GRUBE, Über einige Anguillulen und die Entwicklung von Gordius aquaticus. Arch. f. Naturg. Bd. XXIX.

1852. J. LEIDY, Notes on the Development of the Gordius aquaticus. Proceed. Acad. Nat. Sc. Philad. T. V.

1889. O. v. LINSTOW, Über die Entwicklungsgeschichte und die Anatomie von Gordius tolosanus. Arch. mikr. Anat. Bd. XXXIV.

1856. G. MEISSNER, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Gordiaceen. Diese Zeitschr. Bd. VII.

1905. M. RAUTHER, Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und der phylogenetischen Beziehungen der Gordiiden. Jen. Zeit. Naturw. Bd. XL.

1907. A. SCHEPOTIEFF, Die Echinoderiden. Diese Zeitschr. Bd. LXXXVIII.

1886. F. VEJDOVSKY, Zur Morphologie der Gordiiden. Diese Zeitschr. Bd. XLIII.

1874. A. VILLOT, Monographie des Dragonneaux. Arch. Zool. exp. T. III.

1881. — Nouvelles recherches sur l'organisation et le développement des Gordiens. Ann. sc. nat. Sér. 6. T. XI.

1887. — Sur le développement et la détermination spécifique des Gordiens vivants à l'état libre. Zool. Anz. Bd. X.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Bezeichnungen:

A, After;
Cgl, Cerebralganglion;
Cut, Cuticula;
D, Darmkanal;
dvM, dorsoventrale Muskelfasern;
Esp, Endspitze;
Est, Endstacheln;
Ex u. *Exc*, Excretionszellen;
G, G^1, G^2, Anlage der Genitalorgane;
hHr, hintere Partie der Halsregion;
Hl, Hülle der Genitalanlagen;
Hr, Halsregion;

hRf, hintere Partie des Rumpfes;
hRs, » » » Rüssels;
K, Kern;
L, *Gordius*-Larven;
Lf, mediane ventrale Längsfurche;
Ll, Längslamellen;
Lm, Längsmuskelfibrillen;
Ls, Längsleisten;
Lv, Längsverdickungen der Rüsselcuticula;
Mh, Mundhöhle;
Mz, Mundzähne;
Oe, Oesophagus;
Oef, Öffnung der Rüsseltasche;
Par, Parenchym;
Qf, Querfaltung der Rumpfcuticula;
Rs, Rüssel;
Rt, Rüsseltasche;
*Skr*1-4, Stachelkreise der Halsregion;
vHr, vordere Partie der Halsregion;
vRf, » » des Rumpfes;
vRs, » » » Rüssels;
Zr, Zwischenräume der Parenchymzellen.

Vergrößerungen sämtlicher Figuren außer Fig. 1 und der Schemata = 2340.

Tafel XI.

Fig. 1. Eine Partie des Schnittes durch den Laich der encystierten *Gordius*-Larven. Vergr. 305.

Fig. 2. Eine ausgestreckte *Gordius*-Larve von der rechten Körperseite.

Fig. 3. Eine kontrahierte *Gordius*-Larve von der linken Körperseite.

Fig. 4. Schema der vorderen Körperpartie der ausgestreckten Larve.

Fig. 5. Hinterende des Rumpfes. Dorsalansicht.

Fig. 6. Hinterende des Rumpfes mit unpaariger Gonadenanlage. Dorsalansicht.

Fig. 7. Hinterende des Rumpfes mit paarigen Gonadenanlagen. Seitenansicht.

Fig. 8. Querschnitt durch die vordere Partie des Rüssels der ausgestreckten Larve.

Fig. 9. Schnitt in der Höhe der hinteren Halspartie einer stark kontrahierten Larve.

Fig. 10. Schnitt durch eine stark kontrahierte Larve oberhalb der Rüsselspitze.

Fig. 11. Schnitt durch eine stark kontrahierte Larve in der Höhe der Mundzähne.

Fig. 12. Schnitt durch eine halbkontrahierte Larve in der Höhe der vorderen Rüsselpartie.

Fig. 13. Schnitt durch eine stark kontrahierte Larve in der Höhe der hinteren Partie des Rüssels.

Fig. 14. Schnitt durch eine stark kontrahierte Larve in des Höhe des Cerebralganglions.

Fig. 15. Schnitt durch eine schwach kontrahierte Larve unterhalb des Cerebralganglions.

Fig. 16. Schnitt durch den Rumpf in der Höhe des Oesophagus.

Fig. 17. Schnitt durch den Rumpf in der Höhe der vorderen Partie des Magens.

Fig. 18. Schnitt durch den Rumpf in der Höhe der hinteren Partie des Magens.

Fig. 19. Schnitt durch die hintere Partie des Rumpfes in der Höhe der Gonadenanlagen (Larve mit unpaarigen Anlagen).

Fig. 20. Schnitt durch die hintere Partie des Rumpfes in der Höhe der Gonadenanlagen (Larve mit paarigen Anlagen).

Fig. 21. Schnitt in der Höhe der Gonadenanlagen. Teilung der unpaarigen Anlage.

Fig. 22. Schnitt durch die hinterste Rumpfspitze unterhalb des Afters.

Fig. 23. Ansicht des Hinterendes des Rumpfes im optischen Längsschnitt.

Fig. 24. Flächenansicht durch die vordere Partie des Rumpfes einer kontrahierten Larve. Halbschematisch.

Fig. 25. Längsschnitt durch die vordere Rumpfpartie einer stark kontrahierten Larve (Längsschnitt durch den Rüssel).

Fig. 26. Flächenschnitt durch eine kontrahierte Larve in der Höhe des Cerebralganglions.

Fig. 27 u. 28. Zwei Flächenschnitte durch die Dorsalfläche der vorderen Rumpfpartie einer kontrahierten Larve.

Fig. 29 u. 30. Zwei Längsschnitte durch die hintere Rumpfpartie.

Fig. 31. Schema der Organisation der kontrahierten Larve im Längsschnitt, um die Richtung einiger Querschnitte (Fig. 9—11, 13—20 u. 22) zu zeigen.

Fig. 32. Schema der Gesamtorganisation der *Gordius*-Larve im kontrahierten Zustand. Dorsalansicht.

Das Nervensystem von Ascaris.

Von

D. Deineka,

Assistent am anatomisch-histologischen Laboratorium der Universität St. Petersburg
(Vorstand Professor Dr. A. S. Dogiel).

Mit Tafel XII—XX und 7 Figuren im Text.

Untersuchungsmethoden.

Im Vergleich zu der großen Zahl der Arbeiten über das Nervensystem der Wirbeltiere ist die Zahl der Untersuchungen des Nervensystems der Wirbellosen eine nur sehr geringe. Sämtliche Fragen aus dem Gebiet der allgemeinen Nervenlehre sind hauptsächlich an Wirbeltieren, und zwar den höheren Wirbeltieren, ausgearbeitet worden. Ungeachtet des äußerst komplizierten Verhaltens der Nervenelemente der letzteren zueinander und ungeachtet der augenscheinlichen Verlockung, dieses gegenseitige Verhalten der Nervenelemente bei einfacheren Verhältnissen wie bei den wirbellosen Tieren zu entwirren, sind dennoch sämtliche Untersuchungen auf die höheren Wirbeltiere gerichtet, und nur auf die Befunde an diesen sind verschiedene Lehren über den Bau des Nervensystems aufgestellt und verwickelte Fragen über den allgemeinen Bau des Nervensystems entschieden worden. Der Grund dieses Umstandes liegt in dem Mangel sicherer und konstanter Untersuchungsmethoden des Nervensystems der wirbellosen Tiere. Sämtliche Methoden, welche in der letzten Zeit die Frage über den allgemeinen Bau des Nervensystems vielfach erleuchtet haben, sind hauptsächlich an Wirbeltieren ausgearbeitet worden und in der Mehrzahl der Fälle an wirbellosen Tieren nicht anwendbar. Auf diesem Gebiet muß jeder Forscher, nachdem er sich von der Nichtanwendbarkeit der vorhandenen Methoden überzeugt hat, sein eignes Verfahren ausfindig machen. Weder die alte Golgi-Methode, noch irgend eine andre der mannigfaltigen Silber- und Goldimprägnationsmethoden des Nervensystems ergeben an wirbellosen Tieren die prachtvollen Resultate, welche

am Nervensystem der Wirbeltiere mit ihrer Hilfe erzielt worden sind. Selbst die glänzendste Methode dieser Art aus letzter Zeit — die berühmte Methode von RAMON Y CAJAL — ist für die Untersuchung des Nervensystems wirbelloser Tiere schwer anwendbar, bisweilen sogar vollkommen untauglich. Die Methoden, welche Anspruch machten, sichere Resultate an wirbellosen Tieren zu ergeben, wie die Methode von APÁTHY, sind bereits einer strengen Kritik unterworfen worden, infolgedessen ich dieselben hier nicht weiter besprechen werde, ebenso wie die vor nicht allzu langer Zeit veröffentlichte »Molybdänmethode« von BETHE. Dieser Autor empfand bei seinen Untersuchungen des Nervensystems wirbelloser Tiere seine vollkommene Hilflosigkeit, mit den alten, für Wirbeltiere bestimmten Methoden irgendwelche Resultate zu erzielen und suchte ein eignes Verfahren ausfindig zu machen; dasselbe erwies sich jedoch dermaßen kompliziert und unsicher, daß es bisher nur von dem Autor selber und einigen andern Forschern angewandt werden kann. Jeder andre Forscher muß jedoch in Berücksichtigung der Resultate des BETHEschen Verfahrens eingestehen, daß es andern Methoden, wie derjenigen von RAMON Y CAJAL oder der Methylenblaumethode, beträchtlich nachsteht. Wenn ich von Untersuchungsmethoden des Nervensystems spreche, so habe ich natürlich nicht die grobe Untersuchung desselben im Auge, welche mit den meisten gewöhnlichen histologischen Methoden ausgeführt werden kann, sondern die detaillierte, vertiefte Forschung des feinsten Baues der Nervenelemente, welche natürlich allein die Probleme der Nervenforschung zu lösen imstande ist. Für Wirbeltiere gibt es keine andre, an Resultaten dermaßen reiche Methode der Nervenforschung, wie die Methylenblaumethode. Sämtliche übrigen Verfahren können wohl mit ihr konkurrieren, sind jedoch nicht in der Lage, sie zu verdrängen. Weder die Methode von RAMON Y CAJAL, weniger noch die veraltete »Silhouettenmethode« von GOLGI sind imstande, das gegenseitige Verhalten der verschiedenen Nervenelemente in den Ganglien, in den Endapparaten wie überhaupt im gesamten peripheren Nervensystem dermaßen detailliert und genau klarzulegen, wie die Methylenblaumethode. Vermittels dieser Methode gelingt es, bei Anwendung der intravitalen Färbung der Zellen und ihrer verschiedenen Teile, den feinsten Bau der Elemente des Nervensystems, das Vorhandensein und die Verteilung der Nervenfibrillen in ihnen in der dem natürlichen Zustand der Zelle entsprechenden Form zu offenbaren. Die Methylenblaumethode ist für die Untersuchung von dünnen Lamellen, Hüllen, Membranen und andern ähnlichen Organen durch keine andre Methode ersetzbar. Jedoch

auch in andern Organen können die mit Methylenblau gefärbten Nerven leichter allseitig und genau studiert werden, da es bei Anwendung dieses Verfahrens nicht erforderlich ist, feine Schnitte anzufertigen, nach welchen der Bau nur schwierig erkannt werden kann; bei Anwendung dieser Methode zerstört das Messer nicht das allgemeine Bild und leitet den Forscher nicht irre, zumal beim Studium des gegenseitigen Zusammenhanges der einzelnen Elemente des Nervensystems. Das Centralnervensystem der höheren Wirbeltiere ist in der Mehrzahl der Fälle diesem Verfahren nicht zugänglich, infolgedessen für die Untersuchung desselben nur die veraltete Golgi-Methode übrig bleibt, welche in der letzten Zeit allmählich durch das aus dieser hervorgegangene Verfahren von Ramon y Cajal verdrängt wird. In der Untersuchung des peripheren und des gesamten sympathischen Nervensystems kann jedoch letzteres nicht mit der Methylenblaumethode konkurrieren und muß ihr in vielen Fällen das Feld überlassen.

Das Methylenblau besitzt eine scharf ausgeprägte Verwandtschaft zu den Substanzen des Nervengewebes, mit denen es auch Verbindungen eingeht unter der Bedingung einer intravitalen Anwendung sowie einer gewissen Konzentration und Temperatur der Lösung u. a. m. Die Verwandtschaft des Methylenblaus zur Substanz des Nervengewebes offenbart sich bisweilen besonders bei niederen Tieren sehr schwer, dieselbe ist jedoch stets auf sämtlichen Organisationsstufen des Nervensystems vorhanden und erfordert bloß, um offenkundig zu werden, gewisse bisweilen sehr komplizierte Bedingungen. Am leichtesten offenbart sich diese Verwandtschaft unter den wirbellosen Tieren bei Arthropoden. Eine Färbung mit Methylenblau wird hier recht leicht selbst bei geringer Erfahrung mit der Methode erzielt. Schwieriger gelingt die Methode bei höheren Vermes, noch schwieriger bei niedrigen Vermes und bei Cölenteraten.

Die Familie Ascaridae, speziell *Ascaris megalocephala*, erscheint als ein Objekt, welches nicht nur bei den ersten Versuchen, sondern auch nach Anwendung vieler Mühe den Eindruck einer vollkommenen Untauglichkeit für die Methylenblaumethode, sowie des Mangels irgendwelcher Verwandtschaft seiner Nervenelemente für das Methylenblau macht. Es darf nicht wundernehmen, daß bisher keine mit der Methylenblaumethode angestellte Arbeit über das Nervensystem der Nematoden vorhanden ist, da auch mit andern Spezialmethoden angestellte Arbeiten, außer derjenigen Apáthys, nicht existieren. Der Umstand, daß alle Mühe, eine Färbung der Nervenelemente von *Ascaris* vermittels Methylenblau zu erzielen, an der Indifferenz derselben zum

Reagens scheitert, könnte die allgemeine Annahme, daß das Methylenblau eine Verwandtschaft zu den Substanzen der Nervenelemente sämtlicher Tiere besitzt, schwanken machen. Nach vieler Mühe gelang es mir jedoch, auch bei diesem scheinbar ungünstigen Objekt eine dermaßen volle und intensive Färbung des Nervensystems mit Methylenblau zu erzielen, daß ich ein äußerst detailliertes Bild des Baues desselben erhielt. Die Methylenblaumethode, welche auf einer chemischen Verwandtschaft des Farbstoffes zur Nervensubstanz beruht, habe ich jedoch nicht wesentlich geändert; ich kombinierte bloß die Bedingungen für mein Objekt günstig, unter welchen diese Verwandtschaft sich offenbart. Diese Bedingungen eignen sich nicht nur für die Familie Ascaridae, sondern auch für viele andre, wenn nicht für alle parasitierenden Nematoden. Die zu berücksichtigenden Bedingungen sind: Konzentration der Lösung, Temperatur, Dauer der Färbung, die Art des Aufschneidens des Tieres, die Art der Fixierung im molybdänsauren Ammon u. a. m. Die Kombination dieser Bedingungen muß, meiner Meinung nach, für verschiedene wirbellose Tiere eine verschiedene sein. Das Vorhandensein einer Verwandtschaft des Methylenblaus zum Nervengewebe muß, meiner Meinung nach, an sämtlichen Tieren seine Bestätigung finden, es müssen jedoch dafür in jedem einzelnen Fall die Bedingungen für das Offenbarwerden der Verwandtschaft gefunden werden. Eine unumgängliche Bedingung für die Aufnahme der Farbe ist stets das lebende Gewebe. Nur diejenigen Exemplare von *Ascaris*, welche bei der Fixierung vollkommen lebend waren und die volle Bewegungsfähigkeit erhalten hatten, gaben die besten Resultate. Zur Färbung des Nervensystems benutzte ich sowohl weibliche als männliche, wie auch junge und erwachsene *Ascaris*-Exemplare. Vermittels andrer Verfahren, wie derjenigen von Ruffini, Ramon y Cajal u. a., gelang es mir nicht, beträchtliche Resultate zu erzielen. Indem ich dieselben für andre Gebiete vollkommen anerkenne, muß ich dennoch behaupten, daß für die Untersuchung des Nervensystems bei Nematoden als wesentlichste vorläufig die Methylenblaumethode bleibt.

Literaturübersicht.

Fast sämtliche Arbeiten über den Bau des Nervensystems bei Nematoden sind vor 1897 abgefaßt, d. h. vor fast 10 Jahren, zu einer Zeit, da die größte Zahl der speziellen Methoden der Nervenforschung, wie sie uns in gegenwärtiger Zeit zu Gebote stehen (die Methode von Ramon y Cajal, von Bethe, von Donaggio, von Bielschowsky, von Ruffini u. a.), noch fehlten. Mit Ausnahme der Arbeit von Apáthy,

welche mit seiner Vergoldungsmethode ausgeführt ist, sind die übrigen Untersuchungen des Nervensystems der Nematoden vermittels nicht für das Nervensystem spezieller Methoden angestellt worden. — Die Gewebe wurden gewöhnlich in Sublimat oder einer andern der üblichen Flüssigkeiten (MÜLLERsche Flüssigkeit, Osmiumsäure u. a.) fixiert und mit verschiedenen Farbstoffen gefärbt. Bei Anwendung dieser Methoden ist eine Klarstellung des feinsten Baues der Nervenelemente nicht zu erwarten. Die Betrachtungen über den feinsten Bau der Nervenelemente bei Nematoden, und speziell bei *Ascaris*, sind in diesen Arbeiten nicht auf beobachtete Tatsache, sondern hauptsächlich auf Reflexionen und Schlußfolgerungen begründet. Ohne Anwendung spezieller Methoden ist die Sicherstellung der erhaltenen Befunde jedoch unmöglich. Nur die Arbeit von APÁTHY, welche vermittels der speziellen Vergoldungsmethode ausgeführt ist, macht Anspruch auf eine tatsächliche Begründung der Schlüsse über den feineren Bau einiger Abschnitte des Nervensystems von *Ascaris*; die APÁTHYsche Methode selbst jedoch ist von andern Forschern einer strengen Kritik unterworfen worden. Die übrigen Arbeiten stellen bloß die allgemeine Grundlage des Baues des Nervensystems bei Nematoden fest. Nach den Untersuchungen der älteren Forscher LEUCKART, SCHNEIDER, sowie der späteren, so hauptsächlich BÜTSCHLI, JOSEPH, ROHDE und HESSE, ist der Bau des Nervensystems der Nematoden, speziell von *Ascaris*, folgender. Das Centralnervensystem der Nematoden stellt der aus Nervenzellen und -Fasern bestehende Schlundring dar. Von demselben erstrecken sich in der Richtung zum Schwanz einige Nervenstämme, von denen der dorsale und der ventrale die konstantesten sind. In diesen Nervenstämmen sind auch Nervenzellen vorhanden. Der dorsale und der ventrale Stamm sind auf ihrem gesamten Verlauf durch unpaare Verbindungen miteinander vereinigt. Von dem Schlundring ziehen in der Richtung nach oben zu den Lippen (Saugnäpfen) desgleichen einige Nervenstämmchen, welche den vorderen Körperabschnitt und hauptsächlich die Lippen innervieren. Die Sinnesorgane stellen sog. sensible Papillen dar, an denen der Schwanzabschnitt des Männchens besonders reich ist. In den Arbeiten von APÁTHY und ROHDE wird besonders die Frage über die Innervation der Muskeln bei *Ascaris* behandelt. Die drei Hauptarbeiten über das Nervensystem von *Ascaris*, von ROHDE, HESSE und APÁTHY, erschienen in den Jahren 1892 und 1893; die beiden ersteren gleichzeitig, infolgedessen sie einer gegenseitigen Kritik entbehren. APÁTHY bespricht nur die Arbeit von ROHDE, wobei er in der Frage über die Innervation der Muskeln seine eigne

besondere Ansicht vorbringt, die von derjenigen ROHDES stark abweicht. Von vielen Autoren wird eine charakteristische Eigentümlichkeit in der Organisation der Nematoden konstatiert, die darin besteht, daß bei dieser Klasse der Würmer die bei andern Tieren reichhaltigen Verzweigungen der motorischen Nervenfasern in den Muskeln fehlen. Hier verlaufen, um eine einfache Ausdrucksweise zu gebrauchen, nicht die Nerven zu den Muskeln, sondern umgekehrt, die Muskeln erstrecken sich zu den Nervenstämmen. Jede Muskelzelle gibt einen besonderen langen Fortsatz ab, welcher sich zu den motorischen Nervenfasern begibt. Nach ROHDE und HESSE erfolgt die Innervation der Muskeln dermaßen, daß in dem Berührungsgebiet der Muskelfortsätze und der Nervenstämme die Nerven sich in feine Äste verzweigen, welche in die Muskelfasern eindringen, so daß die Substanz der Muskelfasern mit derjenigen der Nervenfaser verschmilzt. Seine Annahme erklärt ROHDE durch ein entsprechendes Schema (nicht durch Abbildungen). APÁTHY stellt nach Anwendung seiner Vergoldungsmethode (sowie andrer, unter ihnen auch der Methylenblaumethode) folgendes Bild der Muskelinnervation bei *Ascaris*, welches auch HESSE unter anderm erwähnt, fest. Von der Nervenfaser geht an der Stelle, an welcher der Muskelfaserfortsatz zu ihr herantritt, ein Bündel Nervenprimitivfibrillen ab; dasselbe dringt in den Muskelfortsatz ein und zerfällt in ihm in eine große Anzahl von Primitivfibrillen, welche nicht nur den Fortsatz, sondern auch die Muskelzelle selber durchziehen, in derselben nach allen Richtungen verlaufen, die contractilen Abschnitte derselben erreichen, in Windungen zwischen die Muskelfibrillenbündel eindringen und daselbst Verdickungen bilden. Die Nervenprimitivfibrillen ziehen ferner durch die Muskelzelle hindurch und gehen in die Subcuticula über, wo sie ein Geflecht bilden. Diese »Entdeckung« APÁTHYS rief eine polemische Abhandlung von ROHDE unter dem Titel: »APÁTHY als Reformator der Muskel- und Nervenlehre« hervor, in welcher ROHDE die »Entdeckung« APÁTHYS einer strengen Kritik unterwarf, indem er sie als eine unverzeihliche Verirrung des Autors bezeichnete. Die geistreichen Schlußfolgerungen ROHDES sind jedoch leider nicht auf beobachtete Tatsachen, sondern auf Reflexionen physiologischen Charakters begründet. Einige dieser Reflexionen seien hier angeführt. Dringen die Nervenprimitivfibrillen durch den Fortsatz in die Muskelzelle ein, so innervieren sie die contractilen Elemente derselben, sind folglich motorische Nervenfibrillen, sobald jedoch diese aus der Muskelzelle in die Subcuticula übergehen, können sie nicht mehr als motorische bezeichnet werden, da sie hier nur sensible Funktionen erfüllen können. Dieselben Nervenprimitiv-

fibrillen sind somit in der Muskelzelle motorisch, nach dem Austritt aus letzterer in die Subcuticula sensibel. Auf Grund dieser Reflexionen stellt ROHDE APÁTHY die Frage: »Eine Fibrille leitet somit auf Grund Ihrer Entdeckung sowohl in centrifugaler als auch in centripetaler Richtung.« Da nach der Entdeckung APÁTHYS nicht nur der Muskelzellenfortsatz, sondern auch fast die gesamte Cuticula aus Nervenfibrillen besteht, so stellt ROHDE folgende Betrachtung an: ist dieses der Fall, so muß das Tier eine ungewöhnliche Sensibilität und Bewegungsfähigkeit aufweisen, tatsächlich muß jedoch das Gegenteil konstatiert werden. Auf Grund dieser Betrachtungen stellt ROHDE die Entdeckung APÁTHYS vollkommen in Abrede. In seiner Antwort unter dem Titel: »Das leitende Element in den Muskelfasern von *Ascaris*« bemüht sich APÁTHY, seine Entdeckung durch Zeichnungen, welche in seiner ersten Arbeit fehlten, sowie durch neue Beweise zu bekräftigen. APÁTHY widerlegt in derselben glänzend die Behauptungen ROHDES, leider jedoch wie letzterer nicht durch Tatsachen, sondern durch Reflexionen. Die Frage über das Leitungsvermögen einer Fibrille sowohl in centrifugaler als auch in centripetaler Richtung löst APÁTHY dermaßen, daß er nicht alle Fibrillen aus der Muskelzelle in die Subcuticula eindringen läßt: ein Teil derselben bleibt in der Muskelzelle als motorische Fibrillen, ein andrer Teil derselben tritt aus der Muskelzelle in die Subcuticula über und stellt die sensiblen Fibrillen dar. — Die Frage läßt sich somit leicht entscheiden, sobald, wie es APÁTHY tut, das Vorhandensein zweier Arten von Nervenprimitivfibrillen in den Muskelzellen zugelassen wird. Der Hinweis ROHDES auf die geringe Bewegungsfähigkeit des Tieres bei einer dermaßen großen Anzahl von Nervenfibrillen in der Subcuticula und den Muskelzellen, wie sie APÁTHY annimmt, sucht letzterer durch die Gegenfrage zu widerlegen, wie denn die geringe Bewegungsfähigkeit des Tieres bei Vorhandensein einer dermaßen mächtigen Muskulatur, wie sie ROHDE anerkennt, zu erklären ist. Nachdem APÁTHY auf diese Weise die Angriffe ROHDES abgewiesen hat, verharrt er bei seiner Ansicht über seine Entdeckung.

Bei der Beschreibung der Innervation der Muskeln von *Ascaris* werde ich noch Gelegenheit haben, auf die Entdeckung APÁTHYS zurückzukommen, will hier jedoch nur anführen, daß in dieser interessanten Frage weder ROHDE noch APÁTHY recht gegeben werden kann, da sich beide nicht auf Tatsachen stützen. ROHDE stand keine spezielle Methode zur Verfügung, infolgedessen er nur Vermutungen aussprechen konnte. Das Verfahren von APÁTHY ist dermaßen unvollkommen, daß es tatsächlich leicht zu großen Irrtümern Veranlassung geben kann,

zu denen Apáthy auch gelangt ist. Im weiteren will ich die Irrtümer in den Ansichten beider Forscher auf Grundlage von Tatsachen, welche ich durch die Methylenblaumethode erlangt habe, dartun.

Vor verhältnismäßig nicht langer Zeit (im Jahre 1903) erschien eine Arbeit von Goldschmidt, welche die Frage über den feinsten Bau der sensiblen Nervenendapparate (der Sinnespapillen) bei *Ascaris* detailliert und allseitig behandelt. Als Untersuchungsobjekte dienten ihm *Ascaris lumbricoides* und *Ascaris megalocephala*. Am Anfange der Arbeit schreibt Goldschmidt: »Unsre Kenntnisse vom feineren Bau des Nematodenkörpers sind trotz mancher älterer wie neuerer Arbeiten noch recht wenig vertieft, so daß eine erneute Untersuchung mit modernen Methoden selbst bei diesen beiden unsrer gemeinsten Parasiten Erfolg versprechen durfte.« Für seine Untersuchungen fixierte dieser Forscher kleine Stücke des Tieres in Sublimat und Essigsäure, färbte dieselben in toto in einer wässerigen Lösung von Hämatoxylin, behandelte sie darauf mit einer 1%igen Lösung chromsauren Kalis nach und zerlegte sie in feine Schnitte. Oder aber Goldschmidt fertigte zunächst Paraffinschnitte an und färbte sie darauf in Hämatoxylin nach Delafield und Eosin oder nach van Gieson (Hämatoxylin-Säurefuchsin-Pikrinsäure). Ich führe die Untersuchungsmethode Goldschmidts ausführlich an, um die vollkommene Unzweckmäßigkeit der angewandten Methode für die zu lösende Frage darzutun. Der Autor hat sich die Aufgabe, eine der speziellsten Fragen aus dem Gebiet des Nervensystems, nämlich über den feinsten Bau der sensiblen Nervenendapparate, zu bearbeiten, gestellt, und ignoriert hierbei vollständig die speziellen Methoden, welche von früheren Untersuchern für die verschiedenen Gebiete des Nervensystems festgestellt worden sind. Eine gewisse Entschuldigung läßt sich übrigens in den Worten des Autors finden: »Vergoldung nach Apáthy wurde ohne besonderen Erfolg versucht, während Proben mit intravitaler Methylenblauinjektion ganz resultatlos verliefen.« In dem Kapitel über die sensiblen Nervenendapparate werde ich noch einmal auf die Arbeit Goldschmidts zurückkommen.

Infolge des Mangels von Untersuchungen mit Hilfe spezieller Methoden für das Nervensystem ist in der Frage über den allgemeinen Bau des Nervensystems bei Nematoden vieles unklar, vieles direkt irrtümlich, wie es die Untersuchung mit nicht speziellen Methoden mit sich bringt. »Die Schwierigkeiten, welche die Untersuchung des Nervensystems der Nematoden bietet, sind wohlbekannt« (Gobb). Die Schwierigkeit liegt hauptsächlich darin, daß es unmöglich ist, mit den vorhandenen histologischen Untersuchungsmethoden die Elemente des Nervensytems

durch die Färbung aus dem umgebenden Gewebe hervortreten zu lassen. Die Forscher müssen sich nicht nur mit einer schwachen Färbung der Nervenelemente der Nematoden, sondern häufig auch nur mit schwachen Spuren einer Färbung derselben zufrieden geben, und ihre Schlüsse auf derartige Präparate gründen, infolgedessen auch diese Schlüsse häufig nur geringe Spuren des Tatsächlichen erkennen lassen.

Von den älteren Forschern hat hauptsächlich Bütschli ausführlich die Frage über den allgemeinen Bau des Nervensystems der Nematoden bearbeitet, und ungeachtet der unvollständigen Methoden scharfsinnig zahlreiche richtige Bestimmungen gemacht, welche freilich von späteren Forschern in Abrede gestellt wurden. Doch auch Bütschli ist nicht frei von Irrtümern; als Begründung dafür will ich folgendes Beispiel anführen. Beim *Ascaris*-Männchen sind im Schwanzteil an den Seitenlinien zwei recht dicke Nervenstämme gelegen, welche den Namen Bursalnerv erhalten haben. Bütschli nimmt nun an, daß der Bursalnerv ein Nervus recurrens des Bauchnervenstranges ist. Diese Annahme ist späterhin von ihm selber, sowie von andern Autoren (Joseph, Hesse, Goldschmidt u. a.) bestätigt worden, ist jedoch vollkommen irrtümlich. Der Bauchstrang endigt im Analganglion, bricht hier gleichsam ab. Der Bauchstrang besteht aus großen motorischen Zellen und deren dicken Fortsätzen. Der Bursalnerv dagegen ist ausschließlich aus sensiblen Zellen und deren Fortsätzen zusammengesetzt — ist somit ein sensibler Nervenstamm unabhängigen Ursprunges. Die Beziehungen des Bursalnervs zum Bauchstrang will ich später darstellen, hier will ich nur darauf hinweisen, daß beim Mangel sicherer, mit Hilfe von speziellen Methoden erhaltener Tatsachen selbst ein erfahrener Forscher leicht in Irrtümer verfallen kann. Die gegenseitigen Beziehungen der einzelnen Abschnitte des Nervensystems der Nematoden wurden hauptsächlich auf Schnitten und nicht auf Flächenpräparaten studiert, in welchem Fall es häufig sehr schwierig ist, den wahren Zusammenhang der Teile selbst bei einer intensiven Färbung der Elemente des Nervensystems festzustellen.

Sensible Nervenapparate.

Sensible Nervenendapparate stellen bei *Ascaris* die Sinnespapillen dar.

Die Sinnespapillen von *Ascaris* und andern Nematoden waren bereits den älteren Autoren (Leuckart, Schneider u. a.) bekannt. Einige Forscher suchten sogar die Zahl und Anordnung der Papillen im Körper der Nematoden als systematisches Kennzeichen auszu-

nutzen. Der genaue Bau der Papillen ist jedoch in späterer Zeit von vielen Autoren (BÜTSCHLI, ROHDE, HESSE, GOBB, GOLDSCHMIDT) beschrieben worden, wobei sie fast alle in ihren Ansichten über den feinsten Bau dieser Endapparate voneinander abweichen. Zum Schluß dieses Kapitels will ich die Ansichten dieser Forscher anführen. Nach der Anordnung in dem Körper des Tieres werden die Papillen folgendermaßen eingeteilt: 1) Papillen der Lippen im Kopfgebiet, 2) Papillen im vorderen Rumpfgebiet und 3) Papillen des Schwanzendes beim Männchen (Genital- oder Analpapillen); letztere sind nur bei männlichen Exemplaren von *Ascaris* und andern Nematoden bekannt; sie liegen auf der Bauchseite zu beiden Seiten der Medianlinie; sie gerade waren den älteren Forschern bekannt und von ihnen für die Systematik benutzt. Keiner der älteren und späteren Forscher hat, soviel mir bekannt, diese letzteren Papillen im Schwanze weiblicher Tiere gefunden. Diesen Umstand sowie andre Ungenauigkeiten unsrer Kenntnisse über das Nervensystem der Nematoden erkläre ich durch den Mangel einer sicheren Spezialmethode für die Erforschung des Nervensystems. Das von mir zum Studium des Nervensystems von *Ascaris* benutzte Methylenblauverfahren offenbart recht leicht das, was den andern Forschern entgangen ist. Für das Studium des feinsten Baues der Papillen sind diejenigen im Schwanze des Männchens die geeignetsten, da hier die Leibeswand recht dünn ist und das umgebende Gewebe die Papillen nicht dermaßen verdeckt wie in den Lippen. Ich habe hier natürlich nur Flächenpräparate im Auge und nicht Schnitte, für welche der angeführte letztere Umstand keine Bedeutung hat. An der Hand von Präparaten, die ich mit Hilfe der intravitalen Methylenblaufärbung erhalten habe, will ich das komplizierte Bild des Baues der Sinnespapillen, wie es auf meinen Präparaten bei der Betrachtung mit Immersionssystemen klar hervortritt, darstellen.

Die charakteristischste und gleichzeitig interessanteste Eigentümlichkeit dieser Endapparate besteht darin, daß sich an der Bildung derselben zwei verschiedene Nervenfasern beteiligen; diese beiden Fasern sind nicht Verzweigungen des Fortsatzes e i n e r sensiblen Nervenzelle, sondern gehören zwei Zellen von verschiedenem Typus an. Die an die sensiblen Endapparate herantretenden zwei Nervenfasern unterscheiden sich somit tatsächlich voneinander nicht nur ihrem Aussehen, sondern auch ihrer Herkunft nach. Dank der geringen Entfernung der sensiblen Nervenzellen von den Endapparaten, mit denen ihre peripheren Fortsätze verbunden sind, können diese Befunde leicht an jedem Präparat erhoben und vollkommen sicher festgestellt werden.

Die Tatsache, daß zwei verschiedene Nervenfasern an einen Endapparat herantreten und beide sich an seiner Bildung beteiligen, gilt für sämtliche Sinnespapillen des gesamten Körpers von *Ascaris*. Häufig liegen zwei Papillen dicht beieinander und bilden gleichsam einen Sinnesapparat (Doppelpapillen). In diesem Fall tritt auch eine doppelte Anzahl von Nervenfasern, d. h. vier, an den Doppelsinnesapparat heran. Beide, in den Bestand eines Endapparates eingehende Fasern unterscheiden sich nicht nur durch ihre Herkunft, sondern auch durch ihre Form, wobei sie recht beständige Unterscheidungsmerkmale aufweisen, infolgedessen es nicht erforderlich ist, bei der Untersuchung der Fasern dieselben bis an die Zellen zu verfolgen, um festzustellen, welche Faser der betreffenden Zelle angehört. Für diese Bestimmung genügt es, sich an die Unterscheidungsmerkmale beider Fasern zu halten. Zum Unterschiede will ich eine der Fasern als solche erster Art, die andre als zweiter Art bezeichnen.

Fasern erster Art. Dieselben haben die Gestalt eines beträchtlich breiten Bandes und zeichnen sich durch ihre zahlreichen Seitenästchen aus, welche in der ganzen Ausdehnung der Faser, angefangen von der Zelle, beiderseits von ihr abgehen. Die Faser selber liegt in der Subcuticula recht oberflächlich, d. h. näher zur Cuticula als zu den Muskeln, die von ihr abgehenden Seitenästchen verlaufen jedoch nach unten und erreichen die Muskelschicht. Viele der Seitenästchen verzweigen sich ihrerseits und endigen in kleinen Plättchen zwischen den Längsmuskelfasern (Zellen). Einige der Seitenästchen sind jedoch sehr kurz, erreichen die Muskelschicht nicht und endigen in der Subcuticula in kleinen Anschwellungen, nicht weit von der Stammnervenfaser, von der sie ihren Ursprung nehmen. Die längeren Seitenästchen entspringen von der Faser erster Art in der Nähe des Endapparates, an welchen diese Fasern herantreten. Äußerst leicht ist es hier zu erkennen, wie diese Seitenästchen scharf nach unten zur Muskelschicht abbiegen, wo sie sich in feine Ästchen verzweigen, welche in kleinen Plättchen endigen. Die Nervenfaser selber biegt in der Nähe der Papille scharf nach oben zur letzteren ab, während ihre Seitenästchen nach abwärts unter die Papille verlaufen, infolgedessen bei hoher Tubuseinstellung bloß die Papille und die an dieselbe herantretenden Fasern, bei tiefer Einstellung unter der Papille die Seitenverzweigungen der Faser erster Art zu den Muskeln sichtbar sind (Fig. 5, 17). In einigen Papillen des Schwanzes männlicher Ascariden geben die Fasern erster Art häufig Seitenästchen ab, welche nicht abwärts zu den Muskeln, sondern aufwärts zur Papille verlaufen. Diese Ästchen verzweigen

sich stark und nehmen außer der Hauptfaser an der Bildung des Endapparates teil. Sowohl in der Faser selber als auch in den Seitenästchen sind die parallel der Längsachse verlaufenden Neurofibrillen deutlich sichtbar, wobei sie bis in die Seitenverzweigungen verfolgt werden können. Die Faser erster Art besitzt keine Hülle.

Fasern zweiter Art. Meistenteils sind dieselben dicker als die ersteren, doch auch bandförmig; sie geben jedoch keine Seitenverzweigungen ab. Die Neurofibrillen sind in ihnen deutlich ausgebildet, wobei sie sich an der Oberfläche der Faser winden und untereinander verflechten, infolgedessen die Oberfläche uneben erscheint, so daß die Faser ein charakteristisches, gleichsam zerzaustes Aussehen erhält. An dem Endapparat bilden die Fasern zweiter Art häufig dicke, birnförmige Vorwölbungen, in denen die Neurofibrillen sich zu einem dichten Netz verflechten; diese Vorwölbungen gehören bereits dem Endapparat selber, der Papille an. Außer diesen birnförmigen Vorwölbungen bilden die Fasern zweiter Art im Gebiete der Papille ein dichtes, feinstes Nervennetz.

Die beiden Nervenfasern verlaufen in der Subcuticula in einiger Entfernung voneinander, bald einander parallel, bald unter einem Winkel zueinander und treten nur in dem Endapparat aneinander heran.

An der Bildung des sensiblen Endapparates beteiligen sich somit zwei verschiedene Fasern. Der Endapparat selber stellt eine Kombination der Endverzweigungen beider Fasern dar. Die Faser erster Art gibt in der Nähe des Endapparates Seitenästchen ab, welche aus dem Bereich der Papille nicht mehr heraustreten, sondern sich in derselben verzweigen. Die Faser selber verbreitert sich, nimmt eine birnförmige Gestalt an, wobei sie zahlreiche feinste Verzweigungen abgibt, welche um sie herum ein feines Netz bilden. Darauf verschmälert sich die Faser jäh und zieht sich in einen feinen Stift aus, mit welchem sie auch endigt. An der Basis des Stiftes sind scharf ausgebildete, von einer recht beträchtlichen Menge perifibrillärer Substanz umgebene Neurofibrillen sichtbar. Diese Substanz verschwindet allmählich in der Richtung zur Spitze hin, wobei die Neurofibrillen gleichsam untereinander verschmelzen um den feinen Stift zu bilden. — Der Stift nimmt die höchste Lage in der Papille ein und stößt an die dünne über ihm gelegene Cuticulaschicht. Bisweilen geben die Fasern erster Art an der Basis der Papille zahlreiche Seitenästchen ab, welche in solchen Fällen in die Papille verlaufen und den ganzen Endapparat korbförmig umgeben.

Die Fasern zweiter Art bilden an dem Endapparat ein dermaßen dichtes Netz, daß bei intensiver Färbung der ganze Apparat ein großes

birnförmiges Gebilde darstellt. Bei einer ungenügenden Färbung ist das Netz nicht sichtbar, infolgedessen der Endapparat als eine kleine Verbreiterung erscheint, welche an der Annäherungsstelle beider Nervenfasern gelegen ist und in einem feinen Stift ausläuft. Bei günstiger Färbung tritt das feinste von der Faser zweiter Art gebildete Netz deutlich und scharf hervor; es umhüllt den gesamten Apparat, dringt in die feinsten Zwischenräume zwischen den einzelnen Teilen desselben, welche der Faser erster Art angehören, ein, verflicht sich dermaßen mit dem dünnen Netz der Faser erster Art, daß es unmöglich ist, die Endverzweigungen beider Netze voneinander zu unterscheiden. Das Netz der Faser zweiter Art erstreckt sich jedoch auch außerhalb des Bereichs des Apparates, wobei einzelne feinste Ästchen desselben bisweilen weithin verlaufen und häufig die gleichen Verzweigungen der Netze benachbarter Apparate erreichen. Das gesamte Netz besteht aus feinsten Ästchen von der Dicke der Neurofibrillen der Faser und kleinen, im ganzen Netz zerstreuten Anschwellungen. Häufig sind diese Anschwellungen recht groß (Fig. 6) und hängen in Form von Trauben seitwärts an dem Endapparat. Das Netz erstreckt sich recht weit nach aufwärts und endigt an der Basis der Stifte.

Außer diesem Netz bilden die Fasern zweiter Art häufig noch große, birnförmige Vorwölbungen, in deren verdicktem Anteil leicht ein dünnes Neurofibrillennetz wahrgenommen werden kann. Diese Vorwölbungen liegen an der Basis des Endapparates; bisweilen jedoch sind sie auch mehr aufwärts an der Faser zweiter Art gelegen, dort wo dieselbe das oben angeführte Netz bildet. In diesem Fall sind die birnförmigen Vorwölbungen nach unten gerichtet und endigen mit ihrem verbreiterten Abschnitt dennoch an der Basis des Endapparates (Fig. 8). Die birnförmigen Vorwölbungen können jedoch auch fehlen. Nach Bildung des dichten, feinen Netzes steigt die Faser zweiter Art weiter aufwärts zum Stift, bildet hier eine Verbreiterung, in welcher die Fibrillen stets deutlich sichtbar sind; diese letzteren verlaufen zur Basis des Stiftes und nehmen an der Bildung desselben teil. An der Zusammensetzung des Endabschnittes des Sinnesapparates — des Stiftes mit der breiten Basis — nehmen somit beide an den Endapparat herantretende Fasern teil; der Stift stellt den Endabschnitt sowohl der Faser erster Art als auch der Faser zweiter Art dar; in ihr verschmelzen die Fasern dermaßen miteinander, daß sie nicht mehr voneinander unterschieden werden können. An den Methylenblaupräparaten sind diese Verhältnisse der Beobachtung leicht zugänglich. Den Beweis für die Zusammensetzung des Stiftes aus beiden Nervenfasern geben auch Präparate mit einer

unvollständigen Methylenblaufärbung. Charakteristisch für diese Präparate ist es, daß auf denselben entweder nur die Fasern erster Art oder nur die Fasern zweiter Art gefärbt sind. Durch Variation der Färbungsdauer und andrer Bedingungen gelang es mir häufig, Präparate zu erhalten, in denen nur die Faser einer Art gefärbt ist. Da die Fasern erster und zweiter Art sich sowohl durch ihr Aussehen als auch durch andre Merkmale scharf voneinander unterscheiden, so ist es leicht, dieselben zu erkennen; auf den Präparaten mit unvollständiger Färbung erhält man somit gleichsam isolierte Abschnitte einer Faserart. Auf derartigen Präparaten endigt nun jedesmal die Faser in dem Stift. Sowohl bei einer isolierten Färbung der Faser erster Art als auch derjenigen zweiter Art erscheint der Stift jedesmal gefärbt, woraus der Schluß gezogen werden kann, daß er beiden Fasern angehört, d. h. daß an der Bildung desselben beide Faserarten teilnehmen. Dieses Verhalten ist natürlich nur ein indirekter Beweis, da die Präparate mit einer vollständigen Färbung, ungeachtet des komplizierten Baues des Endapparates, vollkommen deutlich dieselben Verhältnisse darlegen.

Der ganze Endapparat oder die Sinnespapille besteht somit: 1) aus den Verzweigungen und einem äußerst feinen Netz der Faser erster Art; 2) aus birnförmigen Vorwölbungen und einem feinen Netz der Faser zweiter Art; 3) aus einem Stift mit breiter Basis, an deren Bildung beide Fasern teilnehmen. Die Hauptmasse der Papille besteht aus einem äußerst dichten Nervennetz, welches von der Faser zweiter Art gebildet wird; dieses Netz verleiht dem Nervenapparat die für ihn charakteristische Keulenform. Die feinsten Verzweigungen dieses Netzes verflechten sich dermaßen mit den Verzweigungen des Netzes erster Art, daß an vollständig gefärbten Präparaten es schwer fällt, dieselben voneinander zu unterscheiden.

Das Schicksal beider Faserarten ist in dem sensiblen Endapparat fast das gleiche: beide nehmen sie Anteil an der Bildung der wesentlichsten Abschnitte des Apparates. Der Unterschied besteht darin, daß die Faser erster Art Verzweigungen abgibt und ein kleines dichtes und feines Netz bildet, während die Faser zweiter Art birnförmige Vorwölbungen bildet und ein mächtiges dichtes und feines Netz, welches mit dem Netz der Faser erster Art verschmilzt, den ganzen Endapparat durchzieht, umflicht und die Hauptmasse der Papille bildet, wobei es der letzteren eine birn- oder keulenförmige Gestalt verleiht. Außer den angegebenen Elementen enthält die Papille weiter keine andern; umgeben ist dieselbe allseitig von dem Gewebe der Subcuticula; in dem Gebiet des Stiftes bildet dasselbe eine Art von derber röhrenförmiger

Hülle, welche bereits ROHDE gesehen hat; in dieser ist der Stift wie in einem Futteral gelegen; gewöhnlich wird dieses röhrenförmige Gebilde nicht in Methylenblau gefärbt und tritt nur an stark tingierten Präparaten hervor.

Mit der Frage über den Bau der sensiblen Papillen der Nematoden haben sich viele Autoren beschäftigt, so daß Vermutungen hinsichtlich des Baues derselben (tatsächliche sichere Befunde sind infolge des Mangels an Spezialmethoden nur wenige vorhanden) von allen Forschern, die den Bau der Nematoden studiert haben, ausgesprochen worden sind. Diese Vermutungen sind daher äußerst mannigfaltig und häufig widersprechend. So schreibt z. B. GOBB (S. 59): »In der Basis jeder Papille liegt eine Ganglienzelle, deren Stift in die Spitze der Papille hineinragt, ein Verhältnis, welches an die Sinnesorgane in den Mundwerkzeugen der Insekten erinnert.« Es ist ohne weiteres verständlich, daß nur eine für das Studium des feinsten Baues der Nervenelemente vollkommen untaugliche Methode den genannten Forscher zu einem derartigen Befunde führen konnte, da nach der oben gegebenen Beschreibung der mit Methylenblau gefärbten Präparate sämtliche Bestandteile der Papille Endverzweigungen und Bildungen zweier verschiedener Nervenfasern sind, welche verschiedenen, verhältnismäßig weit von der Papille gelegenen Nervenzellen angehören. Die Annahme GOBBS ist übrigens von späteren Forschern verworfen worden (ROHDE, HESSE, GOLDSCHMIDT). Früher bereits (1874) sprach BÜTSCHLI die Vermutung aus, daß die Hauptmasse der Papille dem Nervensystem angehört. Dieser Ansicht widersprach ROHDE, welcher darlegte, daß um den Nervenendapparat ein recht großes Gebiet eines dichteren Gewebes der Subcuticula vorhanden ist, welches dem Apparat eine Keulenform verleiht, d. h. mit andern Worten, daß die Hauptmasse der Papille nicht Nervenelemente, sondern das Subcuticulagewebe, in welchem der verhältnismäßig kleine Endapparat eingelagert ist, bilden. In letzter Zeit hat GOLDSCHMIDT, ein Schüler BÜTSCHLIS, interessante Beobachtungen über den Bau der Sinnespapillen bei *Ascaris* gemacht. Er beschreibt hierbei vollkommen neue Elemente, wie Stützzellen und Geleitszellen, welchen er eine wichtige Bedeutung für die Bildung der Papillen zuschreibt. Nach seiner Darstellung (entgegengesetzt der Ansicht seines Lehrers) bildet die Hauptmasse der Papille die Stützzelle, welche sich in ersterer verbreitert und ringförmig die Nervenfaser umgibt. Auf den vollkommen schematischen Abbildungen stellt GOLDSCHMIDT diesen Befund wie auch manchen andern vollkommen deutlich dar. Der Vergleich derselben mit meinen Methylenblaupräparaten überzeugt mich

jedoch noch einmal von der Zwecklosigkeit des Studiums des feinsten Baues des Nervensystems vermittels zu dem Zweck nicht geeigneter Methoden (GOLDSCHMIDT fixierte seine Objekte in einem Gemisch von Sublimat und Essigsäure und färbte sie mit Hämatoxylin und Eosin).

Hinsichtlich der Zahl der an eine Papille herantretenden Nervenfasern nimmt BÜTSCHLI an, daß an eine Papille stets eine Nervenfaser herantritt. HESSE dagegen behauptet, daß die Zahl derselben sehr groß sein kann; GOLDSCHMIDT schreibt in dieser Frage: »Die Zahl der die einzelnen Papillen versorgenden Nerven ist verschieden. Viele Organe werden nur von einem Nerven, andre von zweien oder dreien versorgt. Mehr als drei kamen nicht zur Beobachtung.« Ich muß jedoch entschieden behaupten, daß zu allen Papillen von *Ascaris*, seien dieselben im vorderen Rumpf- oder im Schwanzgebiet männlicher oder weiblicher Exemplare gelegen, stets zwei Nervenfasern herantreten. Dieses Verhalten, d. h. die Teilnahme zweier verschiedener Nervenfasern an der Zusammensetzung der Sinnespapillen, ist auch bei andern Nematoden, z. B. im Schwanze von *Anchylostoma*, beobachtet worden. Beide Fasern können bis zu den entsprechenden, bisweilen recht weit von der Papille gelegenen Zellen verfolgt werden. Die Fasern erster Art verlaufen nicht immer bloß zu einer Papille. Bisweilen teilen sie sich dichotomisch in zwei Fasern, von denen jede sich zu einer besonderen Papille begibt, infolgedessen in diesem Fall zwei Papillen nicht vier, sondern drei Zellen entsprechen: zwei geben den Ursprung zwei Fasern zweiter Ordnung, die dritte — einer Faser erster Ordnung, welche sich jedoch in zwei Äste teilt, von denen jeder zu einer Papille zieht. Bisweilen teilt sich auch eine Faser erster Ordnung in drei Äste, welche zu drei verschiedenen Papillen verlaufen (Fig. 33). Die Zahl der an eine Papille herantretenden Fasern bleibt jedoch stets die gleiche, d. h. beträgt stets zwei.

Jede Papille wird von den Verzweigungen zweier verschiedener Nervenfasern, welche ich Fasern erster und zweiter Art genannt habe, zusammengesetzt. GOLDSCHMIDT, welcher eine Fixierung in einem Gemisch von Sublimat und Essigsäure und eine Färbung mit Hämatoxylin anwandte, hielt wahrscheinlich auf Schnitten eine der Nervenfasern des Endapparates, bisweilen auch beide, für Zellen, welche er Stütz- und Geleitszellen nannte. Die Stützzelle umfaßt nach ihm im Gebiet der Papille die Nervenfaser, welche, von ihr umgeben, wie in einem Futteral gelagert ist. In den Analpapillen sind nach der Ansicht GOLDSCHMIDTS nur Stützzellen vorhanden; nach seinen Befunden können zu

einer Analpapille drei Nervenfasern herantreten, welche von einer Stützzelle umfaßt werden. Diese Befunde entsprechen nicht den Tatsachen, da zu jeder Papille stets nur zwei Nervenfasern verlaufen; irgendwelche Stütz- und Geleitszellen sind nicht vorhanden; der ganze Endapparat stellt bloß die Verzweigungen zweier Nervenfasern dar; die Befunde GOLDSCHMIDTS sind nur als Folge einer unvollkommenen Untersuchungsmethode zu erklären.

Die Frage über die Beteiligung zweier Nervenfasern verschiedener Herkunft an der Bildung eines sensiblen Endapparates ist nicht neu. Dieses Verhalten ist von TIMOFEEFF, A. DOGIEL, SFAMENI, SALA, SOKOLOW, RUFFINI und andern Forschern bereits vielfach an verschiedenen Endapparaten höherer Wirbeltiere, wie an VATER-PACINIschen Körperchen, an denjenigen von GRANDRY, sowie an vielen andern eingekapselten Apparaten beschrieben worden. Die in die genannten Apparate eintretenden Nervenfasern sind gleichfalls verschiedener Art: die eine derselben ist dick, die andre dünn; die letztere umflicht gewöhnlich die Endverzweigungen der ersteren. Bei den höheren Wirbeltieren ist jedoch ein unmittelbarer, durch direkte Beobachtung geführter Nachweis der Herkunft beider Fasern unmöglich, da infolge der großen Entfernung des Endapparates von den Nervencentren die Fasern nicht bis zu den entsprechenden Zellen verfolgt werden können. Es ist hiermit bei den Wirbeltieren nur möglich, mehr oder weniger richtige Vermutungen über die Herkunft beider Fasern auszusprechen. Einige Forscher nehmen unter anderm an, daß eine der Fasern des Sinnesapparates einer sensiblen, die andre einer sympathischen Zelle angehört. Falls die Teilnahme zweier verschiedener Nervenfasern an der Bildung des sensiblen Nervenendapparates bei *Ascaris* dem oben angeführten Verhalten in den sensiblen Nervenendapparaten der höheren Wirbeltiere entspricht, so sind im ersteren Fall die Untersuchungsbedingungen durchaus vorteilhafter, da nicht nur der Endapparat und dessen Nervenfasern, sondern auch die entsprechenden Nervenzellen sich in einem Präparat vorfinden, infolgedessen das gegenseitige Verhalten der Elemente einer direkten Beobachtung zugänglich ist. Jede in den Bestand des Endapparates eingehende Nervenfaser kann hier leicht bis zu ihrer Zelle verfolgt werden, wobei gleichzeitig die Zelle selber und sämtliche Fortsätze derselben untersucht werden können. Natürlich kann eine Verallgemeinerung der Befunde nur mit äußerster Vorsicht stattfinden, da der Unterschied in der Organisation der höheren Wirbeltiere und der Würmer ein zu großer ist.

Sensible Nervenzellen.

An der Bildung eines jeden sensiblen Endapparates von *Ascaris* (Papille) nehmen, wie oben ausgeführt worden ist, die Endabschnitte zweier verschiedener Nervenfasern teil, welche ich als Fasern erster und zweiter Art bezeichnet habe. Diese Fasern sind die peripherischen Fortsätze von Nervenzellen, welche in einiger, bisweilen beträchtlicher, Entfernung von den Endapparaten gelegen sind. Da nun diese, die Papillen, ihrer Lage nach unzweifelhaft sensible Endapparate sind, so gehören auch die Nervenzellen, deren peripherische Fortsätze an der Bildung der Endapparate teilnehmen, den sensiblen Nervenzellen an, entsprechend den sensiblen Nervenzellen andrer Würmer und vieler andrer wirbelloser Tiere. Die Papillen sind bei *Ascaris* über den ganzen Körper zerstreut, infolgedessen auch die sensiblen Nervenzellen in verschiedenen Körperteilen der Tiere angetroffen werden. Mehr central, d. h. am nächsten dem Schlundring, sind diejenigen Nervenzellen gelegen, welche den Lippenpapillen entsprechen. Viele derselben liegen im Schlundringe selber, einige in unmittelbarer Nähe desselben; eine beträchtliche Zahl derselben befindet sich in dem vorderen Rumpfgebiet. Aus den oben angeführten Gründen eignen sich jedoch am meisten zum Studium die den Papillen des Schwanzabschnittes von *Ascaris*-Männchen entsprechenden sensiblen Nervenzellen. Dieselben sind hier in beträchtlicher Zahl vorhanden und färben sich ausgezeichnet mit Methylenblau; hier kann nicht nur der Zellkörper untersucht, sondern auch das Schicksal sämtlicher Zellfortsätze verfolgt werden.

Die Fasern erster und zweiter Art, welche in den Bestand des Endapparates eingehen, weisen verschiedene morphologische Merkmale auf, desgleichen unterscheiden sich auch die ihnen entsprechenden Zellen durch eine Reihe morphologischer Merkmale. In Anbetracht dessen ist es richtig, auch die Zellen in sensible Zellen erster Art, entsprechend den Fasern erster Art und in sensible Zellen zweiter Art einzuteilen.

a. Sensible Nervenzellen erster Art.

Die Form dieser Zellen ist je nach ihrer Lagerung im Körper des Tieres eine recht mannigfaltige. Die im Schlundring oder in der Nähe desselben gelegenen und den Endapparaten der Lippen entsprechenden Zellen sind gewöhnlich bipolar, ihr Körper ist spindelförmig ausgezogen und von geringer Größe. Die im vorderen Rumpfgebiet und in dem Schwanzteil des Männchens und des Weibchens gelegenen sensiblen

Zellen erster Art sind gewöhnlich bipolar, obgleich unter ihnen auch multipolare Zellen angetroffen werden. Ihre Form ist sehr mannigfaltig. Als allgemeines Kennzeichen der sensiblen Zellen erster Art gilt die Anwesenheit zweier langer Fortsätze: eines zum sensiblen Endapparat verlaufenden, peripherischen und eines centralen, welcher je nach dem Lagerungsort der zugehörigen Zelle entweder zum Schlundring oder zum Bauchstrang oder zum Analganglion hinzieht. Beide Fortsätze, sowohl der centrale als der peripherische, sind mit kurzen Seitenverzweigungen besetzt, welche in kleinen Verbreiterungen, Plättchen, endigen.

Am geeignetsten für die Erforschung sind die sensiblen Nervenzellen erster Art im Schwanzteil von *Ascaris*-Männchen: hier sind dieselben von beträchtlicher Größe und außerdem von andern Nervenzellen recht isoliert gelegen, infolgedessen die Möglichkeit gegeben ist, jede Zelle einzeln zu untersuchen und den Verlauf ihrer Fortsätze zu verfolgen. Die sensiblen Zellen erster Art liegen in der Subcuticula der Seitenteile des Schwanzabschnittes, zwischen der Seitenlinie und dem Bauchnervenstrang, sowie im Gebiet der Seitenlinie selber. Zwecks allseitiger Erforschung der Zellen sind Flächenpräparate des Schwanzteiles von *Ascaris*-Männchen, welche wie folgt angefertigt werden, die geeignetsten: von dem Tiere wird zunächst ein beträchtlich großes (einige Centimeter langes) Schwanzstück abgetrennt, dasselbe alsdann entsprechend dem Rückennerven mit einer Schere längs durchschnitten. Nach Entfernung des Darmes wird das Präparat ausgebreitet und mit der Cuticula nach oben auf ein Objektglas gelegt. Häufig erscheint es erforderlich, beide Seiten des Präparates mit starken Vergrößerungen (homog. Immers. 1/12) zu untersuchen, zwecks dessen ich das Präparat statt auf ein dickes Objektglas auf ein dünnes Deckglas entsprechender Größe ausbreitete und mit einem Deckglas geringerer Größe zudeckte. Da das Präparat auf diese Weise zwischen zwei Deckgläsern eingeschlossen war, so erhielt ich dadurch die Möglichkeit, dasselbe von beiden Seiten bei jeder Vergrößerung zu untersuchen. Ist nun ein derartiges Präparat mit der Cuticula aufwärts unter das Mikroskop gebracht, so ist die gegenseitige Lagerung der einzelnen Teile des Nervensystems dieses Gebietes folgende: In der Mitte längs des ganzen Präparates liegt der beträchtlich dicke Bauchstrang, welcher aus ungewöhnlich dicken Nervenfasern besteht, zwischen denen große, meistens bipolare Nervenzellen eingelagert sind. Im äußersten Schwanzende, vor der bei *Ascaris*-Männchen auf der Bauchseite gelegenen Analöffnung, endigt der Bauchstrang in einem recht großen Ganglion, welches aus

einer geringen Zahl (fünf bis zehn) großen Nervenzellen besteht. Beiderseits vom Bauchstrang in geringer Entfernung von demselben, sind in ziemlich regelmäßigen Reihen die sensiblen Nervenapparate (Papillen) angeordnet. Das Ausbreitungsgebiet der letzteren entspricht der Mitte zwischen Bauchstrang und jeder Seitenlinie und erstreckt sich längs dem gesamten Schwanzteil des Tieres, wobei es sich bisweilen bis zur Mitte der Körperlänge erstreckt. Zwischen dem Papillengebiet und jeder Seitenlinie, jedoch auch im Gebiet der Seitenlinie selber, sind die obenerwähnten sensiblen Nervenzellen erster Art gelagert (Fig. 42, 43). Außerhalb der Seitenlinien liegen die Nervenzellen erster Art größtenteils einzeln oder in kleinen Gruppen von zwei bis drei Zellen, welche in einiger Entfernung voneinander angeordnet sind, und zwar in der Subcuticula, ungefähr in gleicher Entfernung von der Cuticula und der Muskelschicht. Diese großen Zellen sind jedoch von geringer Dicke; ihr Körper hat das Aussehen einer dünnen, von beiden Seiten komprimierten Platte, welche parallel der Cuticula, bisweilen in unmittelbarer Nähe derselben, besonders dort, wo die subcuticulare Schicht dünn ist, liegt. Die Form der Zellen erscheint auf Flächenpräparaten recht mannigfaltig, bald spindelförmig in die Länge gestreckt, bald unregelmäßig drei-, vier- oder fünfeckig, je nach der Zahl der Fortsätze (Fig. 18–23). Die Form der sensiblen Zellen erster Art im Schwanzteil der *Ascaris*-Männchen ist im allgemeinen unregelmäßig, infolgedessen eine allgemein gültige Bestimmung nicht zutrifft. Die Zahl der Fortsätze ist desgleichen wechselnd, angefangen von zweien. Weniger als zwei Fortsätze weisen die Zellen erster Art nicht auf; Zellen mit drei, vier und mehr Fortsätzen werden sehr häufig angetroffen. Mehr als fünf Fortsätze habe ich jedoch an diesen Zellen nicht beobachtet. Von sämtlichen Fortsätzen sind jedoch stets nur zwei derselben von bedeutender Länge und verdienen die Bezeichnung von Nervenfortsätzen: der peripherische und der centrale; der erstere dieser verläuft zum sensiblen Endapparat und nimmt an dessen Bildung teil; derselbe ist bereits in dem Kapitel über die sensiblen Endapparate als Nervenfaser erster Art beschrieben worden. Der centrale Fortsatz der sensiblen Nervenzelle erstreckt sich entweder zum Ganglion des Bauchstranges (Analganglion) oder aber zum Bauchstrang selber. Das konstante Vorhandensein dieser zwei langen Nervenfortsätze (des peripherischen und des centralen) ist als ein charakteristisches Merkmal der sensiblen Zellen erster Art anzuerkennen, welches diese Zellen vollkommen bestimmt und die Möglichkeit an die Hand gibt, diese Zellen von andern sensiblen Nervenzellen zu unterscheiden.

Von den beiden Fortsätzen ist der peripherische gewöhnlich der kürzere infolge der verhältnismäßig geringen Entfernung des entsprechenden Endapparates von der Zelle. Der genannte Fortsatz hat auf seinem Gesamtverlauf das Aussehen eines breiten Bandes, in welchem deutlich die Neurofibrillen hervortreten; die letzteren erstrecken sich in der Längsrichtung des Fortsatzes und sind durch eine dünne Schicht perifibrillärer Substanz voneinander geschieden. Von der Nervenzelle an bis zu dem Endapparat, an welchen der Fortsatz herantritt, ist er mit kurzen Seitenästchen besetzt, welche in der Regel abwärts zur Muskelschicht verlaufen, zwischen die Muskelzellen eindringen und hier in kleinen Verbreiterungen, in Plättchen, endigen. Einige der Seitenästchen erreichen übrigens die Muskelschicht nicht und endigen in ebensolchen Plättchen in der Subcuticula unweit der Nervenfaser, welcher sie angehören. Eine Nervenfaser (d. h. ein peripherischer Fortsatz der sensiblen Zellen erster Art) gibt bisweilen sehr viele derartige Seitenästchen, welche in verschieden großen Plättchen teilweise zwischen den Muskelzellen, teilweise in der Subcuticula endigen, ab; häufig können ganze Büschel derartiger Verzweigungen besonders in dem der Papille näher gelegenen Anteil der Faser wahrgenommen werden.

Die Neurofibrillen des peripherischen Nervenfortsatzes dringen in Windungen in die Seitenästchen ein, verlaufen bis zu deren Endplättchen und zerfallen hier in ein Netz von Neurofibrillen, welches bei starker Vergrößerung deutlich in die Erscheinung tritt.

An der Übergangsstelle des peripherischen Fortsatzes in den Zellkörper entsteht eine kleine kegelförmige Erweiterung, welche mit dem Zellkörper verschmilzt. In diesem Abschnitt des peripherischen Fortsatzes treten die Neurofibrillen noch deutlicher hervor als in den übrigen Teilen desselben, da mit der Verbreiterung des Fortsatzes an seiner Übergangsstelle in den Zellkörper die Neurofibrillen gleichsam voneinander abrücken, wobei die Menge der perifibrillären Substanz merklich zunimmt. In der Nähe des Zellkörpers beginnen jedoch die Neurofibrillen des peripherischen Fortsatzes sich dichotomisch zu teilen, wobei die feineren Teiläste sich in noch feinere teilen, so daß schließlich statt eines Bündels paralleler, recht dicker Neurofibrillen, welches noch im Beginn der kegelförmigen Anschwellung zu erkennen ist, mit der Annäherung an die Zelle ein Netz feinster Neurofibrillen entsteht. Dieses Netz erstreckt sich weiter in den Zellkörper und bildet daselbst das Netz, welches in der Regel allein (außer dem Kern) bei Betrachtung der sensiblen Zelle erster Ordnung bei starker Vergrößerung sichtbar ist.

Bei einer bipolaren Zelle ist auch an der Übergangsstelle des zweiten Fortsatzes (des centralen) eine ähnliche kegelförmige Erweiterung wahrnehmbar. Bei einer Zurückverfolgung des centralen Fortsatzes zur Zelle hin läßt sich feststellen, daß auch in ihm die Neurofibrillen dasselbe Bild gewähren wie in dem peripherischen Fortsatz, d. h. sie verlaufen zunächst parallel zueinander gelagert bis zur kegelförmigen Erweiterung, worauf sie sich dichotomisch teilen und allmählich in ein Netz feinster Fibrillen zerfallen, welche in die Zelle übergehen. In diesem Netz ist keine längere Fibrille zu erkennen, welche durch den Zellkörper ungeteilt und ohne in feinere Fibrillen zu zerfallen, verläuft. Jede Neurofibrille eines der Fortsätze erscheint in der kegelförmigen Verbreiterung in Gestalt eines verhältnismäßig dicken, wellenförmigen Fädchens, im weiteren Verlauf gegen die Zelle hin teilt sie sich jedoch bereits dichotomisch in zwei feinere Fibrillen. Jede dieser letzteren kann wiederum bis zur dichotomischen Teilung verfolgt werden, weiter jedoch ist die Entfernung zwischen zwei dichotomischen Teilungen dermaßen gering, daß das Schicksal der einzelnen Fibrille nicht mehr verfolgt werden kann. Die feinsten aus der dichotomischen Teilung einer Fibrille entstandenen Ästchen verschmelzen dermaßen mit gleichen Ästchen einer andern Fibrille, daß eine Unterscheidung derselben unmöglich ist, wobei im Resultat ein dichtes Netz von Neurofibrillen entsteht.

Ob nun eine organische Vereinigung der Ästchen einer Fibrille mit denjenigen einer andern erfolgt, ist in Anbetracht des verwickelten Bildes und der geringen Größe der Ästchen durch eine direkte Beobachtung unmöglich festzustellen. In Berücksichtigung jedoch des Umstandes, daß in verschiedenen Teilen des Netzes nicht nur Punkte beobachtet werden, in denen eine dichotomische Teilung einer Fibrille erfolgt, sondern auch Punkte, in denen drei und vier feine in einer Ebene gelegene Fibrillen zusammentreffen, kann der Schluß gezogen werden, daß die feinsten Ästchen, in welche eine Fibrille zerfällt, nicht isoliert bleiben, sondern mit andern Ästchen andrer Fibrillen unter Bildung eines dichten Netzes verschmelzen. An der Übergangsstelle des Fortsatzes in den Zellkörper besteht dieses Netz aus dickeren Fibrillen, ist weniger dicht als in der Zelle selber. In der letzteren besteht dasselbe jedoch aus feinsten Fibrillenästchen, welche sich untereinander durchflechten und miteinander verschmelzen, wobei in dem Zellkörper das Netz gleichmäßig in allen Teilen desselben angeordnet ist, d. h. sowohl an der Peripherie der Zelle als auch um den Kern herum erscheint das Netz gleichartig. Es versteht sich von selber, daß das Wort »Netz«

als Ausdruck einer flächenhaften Ausbreitung dem tatsächlichen Befund durchaus nicht entspricht, d. h. nicht das ausdrückt, was in der Tat das komplizierte Bild der Neurofibrillenausbreitung in dem Zellkörper darstellt; auf diesen Umstand haben jedoch bereits viele Autoren hingewiesen, so daß ich, ohne lange Erklärungen des von mir gebrauchten Wortes »Netz« zu geben, auf Verstandensein rechnen kann. Ich richte hier jedoch die Aufmerksamkeit darauf hin, daß das oben beschriebene Bild des Neurofibrillennetzes in der sensiblen Zelle erster Art nicht einem Durchschnitt durch die Zelle entspricht, sondern an der totalen und intakten Zelle beobachtet wird. Dieser Umstand hat seine Mängel sowie seine Vorzüge. Die Fehler bestehen darin, daß bei Beobachtung der ganzen Zelle die Neurofibrillen ein äußerst verwickeltes Bild darstellen und dem Beobachter auch in dem Falle in Gestalt eines dichten Netzes erscheinen, wenn sie ohne miteinander zu verschmelzen, durch den Zellkörper hindurchziehen würden. Es ist jedoch in Betracht zu ziehen, daß die von mir beschriebenen großen sensiblen Zellen erster Art nur von geringer Dicke sind. Ihr Körper stellt eine dünne Platte dar, nicht dicker wie ein gewöhnlicher Schnitt, d. h. 2—5 μ dick. Die Beobachtungen an einer derartigen platten Zelle sind sehr bequem; würden daher in einer derartigen Zelle die Fibrillen, wenn auch nur in einer Ebene ohne Teilung und ohne miteinander zu verschmelzen, durch die Zelle verlaufen, so könnte es nicht schwer fallen, den Tubus des Mikroskops auf diese Ebene einzustellen. In dem Fall, wenn derartige Fibrillen nicht in einer Ebene gelegen wären, sondern die Zelle in Windungen unter beständigem Wechsel der Ebenen durchziehen würden, könnte jede derselben durch wechselnde Einstellung des Mikroskoptubus auf ihrem Verlauf durch die Zelle verfolgt werden, um so mehr, da bei intakter Zelle auch die Fibrillen intakt sind. Derartige Fibrillen habe ich jedoch trotz sorgfältigen Forschens nicht ausfindig machen können. Jede Fibrille konnte ich bis zur dichotomischen Teilung verfolgen, auf welche dann weitere gleiche Teilungen folgen, worauf alsdann die Ästchen sich verfeinern und mit andern Ästchen andrer Fibrillen verschmelzen. Auf einem Schnitt durch eine Nervenzelle könnte ich, falls ich keine ungeteilte durch die Zelle verlaufende Fibrille wahrgenommen hätte, diesen Umstand dahin erklären, daß die Fibrillen durchschnitten sind und als Punkte oder kurze Fädchen erscheinen, welche es nicht erlauben, ein klares Bild der Fibrillenanordnung in der ganzen Zelle zu konstruieren. Kurz gesagt, das Fehlen auf Schnitten durch die Zelle hindurchziehender (nach der Terminologie von BETHE »durchlaufender«) Fibrillen, welche mit andern nicht verschmelzen,

könnte ich nicht für beweisend halten in Berücksichtigung dessen, daß das Messer das Bild zerstört. Das Fehlen derartiger Fibrillen in einer platten Zelle von der Dicke eines gewöhnlichen Schnittes gibt den Grund zu dem Schluß ab, daß derartige Fibrillen hier in der Tat nicht vorhanden sind. Der ganze Zellkörper besteht aus einem dichten Netz sich durchflechtender und miteinander verschmelzender Fibrillen, wobei in allen Teilen der Zelle sowohl an der Peripherie als auch um den Kern herum dieses Netz gleichmäßig erscheint.

Die Mehrzahl der sensiblen Zellen erster Art ist bipolar. Der meistens spindelförmige Körper der Zelle streckt sich an dem der Eintrittsstelle des peripherischen Abschnittes entgegengesetzten Abschnitt in einen langen (centralen) Fortsatz aus, welcher entweder zum Ganglion, in dem der Bauchnervenstrang endigt (Analganglion) oder aber zum Bauchstrang selber verläuft. In den multipolaren Zellen erster Art entspringt der centrale Fortsatz in verschiedener Weise vom Zellkörper: 1) von dem der Eintrittsstelle des peripherischen Fortsatzes entgegengesetzten Zellabschnitt, d. h. wie in den bipolaren Zellen; 2) häufig in unmittelbarer Nähe des peripherischen Fortsatzes; 3) bisweilen von einem der dicken und kurzen Fortsätze der multipolaren Zelle und 4) häufig von dem peripherischen Fortsatz, und zwar in einer beträchtlichen Entfernung von der Zelle. Im letzteren Fall entsteht gleichsam eine **T**-förmige Teilung eines der Fortsätze der multipolaren Zelle, wobei ein Ast zur Peripherie (peripherischer Fortsatz), der andre zum Centrum (centraler Fortsatz) (Fig. 23) verläuft. Dieser Befund erinnert einigermaßen an die **T**-förmige Teilung bei den Spinalganglienzellen der höheren Tiere. Der centrale Fortsatz nimmt seinen Anfang von der Zelle oder einem ihrer Fortsätze in einer kegelförmigen Verbreiterung, allmählich jedoch verjüngt er sich zu einer dünnen, langen Nervenfaser. Auf dem gesamten Verlauf der letzteren entspringen von ihr Seitenzweige, jedoch nicht so zahlreiche wie von dem peripherischen Fortsatz, welche wie diejenigen des letzteren zu den Muskeln verlaufen und in kleinen zwischen den Muskelzellen gelegenen Plättchen endigen. Diese Seitenästchen des centralen Fortsatzes sind bisweilen beträchtlich lang, in welchem Falle sie sich in feinere Ästchen verzweigen, die in Plättchen zwischen den Muskelzellen endigen, oder den letzteren an der Berührungsstelle derselben mit der Subcuticula anliegen. Die Mehrzahl der Seitenäste des centralen Fortsatzes ist kurz, verzweigt sich nicht und endigt auf den Muskeln, wobei sie nicht tief zwischen die Muskelzellen eindringt (Fig. 18, 19, 37). Häufig entspringt von dem centralen Fortsatz in einer beträchtlichen Entfernung von der Zelle

ein langer Ast, welcher nicht wie die Mehrzahl der Seitenäste zu den Muskeln, sondern in der Subcuticula in der Richtung zum Bauchnervenstrang verläuft. Ohne den letzteren zu erreichen, biegt dieser Ast in dem Verbreitungsgebiet der Papille scharf aufwärts zu der Cuticula ab und endigt in einer gewöhnlichen Papille, wie sämtliche peripherischen Fortsätze der sensiblen Zellen erster Art. Zu einer derartigen Papille tritt, wie auch zu andern, eine Faser zweiter Art heran, wie überhaupt diese Papille sich durchaus nicht von den andern unterscheidet. In diesem Fall entsprechen einer sensiblen Zelle erster Art zwei Papillen, wie auch in dem Falle, wenn der peripherische Fortsatz sich in zwei Äste teilt, von denen jeder in einer besonderen Papille endigt (vgl. oben).

In dem Falle, daß eine bipolare Zelle erster Art außerhalb der Seitenline liegt, ist ihre Längsachse gewöhnlich senkrecht zum Bauchstrang gerichtet. Der centrale Fortsatz entspringt gewöhnlich von dem der Seitenlinie zugewendeten Pole, biegt scharf bogenförmig um und erstreckt sich unter Abgabe von Seitenästchen allmählich in senkrechter Richtung zum Bauchstrang. Bisweilen beschreibt er mehrere Windungen und Schleifen, bevor er die Richtung senkrecht zum Bauchstrang einschlägt. Die Mehrzahl der sensiblen Zellen erster Art, sowohl der im Endabschnitt des Schwanzes (hinter der Analöffnung bei *Ascaris*-Männchen) als auch der vor der Analöffnung (in der Subcuticula zwischen der Seitenlinie und dem Bauchstrang) gelegenen, entsenden ihre centralen Fortsätze zum Analganglion. Einige von ihnen sowie die im Gebiet der Seitenlinie selber gelegenen sensiblen Zellen erster Art entsenden ihre centralen Fortsätze zum Bauchnervenstrang. Zum Analganglion verlaufen somit die centralen Fortsätze der Zellen erster Art von allen Seiten, wie die Radien zum Centrum. In der Nähe des Analganglions teilt sich jeder centrale Fortsatz in feinere Ästchen, welche ihrerseits sich in noch feinere Verzweigungen spalten. Der Endabschnitt des centralen Fortsatzes zerfällt somit in ein Büschel feinster Nervenästchen (Fig. 36). In dem Analganglion bilden die Endverzweigungen der centralen Fortsätze verschiedener sensibler Zellen erster Art ein dichtes Nervengeflecht, welches zwischen den Zellen des Analganglions eindringt und teilweise sich in den Bauchstrang vorschiebt. Dieses Nervengeflecht könnte als »Analgeflecht« bezeichnet werden, entsprechend der Bezeichnung des Ganglions, in dem es gelegen ist (Analganglion). Die feinsten Ästchen dieses Geflechtes anastomosieren miteinander und bilden ein dichtes Netz, welches mit zahlreichen Anschwellungen an den Knotenpunkten, den Vereinigungsstellen zweier oder

mehrerer feinster Ästchen, besetzt ist (Fig. 32, 38). Verfolgt man die allmähliche Verzweigung des Endabschnittes eines centralen Fortsatzes, so lassen sich leicht zunächst Anastomosen der feinsten Ästchen eines Fortsatzes untereinander und darauf die Anastomosen dieser mit Ästchen andrer Fortsätze mit der gegenseitigen Annäherung der Ästchen aneinander wahrnehmen. Schließlich entsteht ein recht dichtes netzförmiges Geflecht. Die Mehrzahl der centralen Fortsätze teilt sich erst in der Nähe des Analgeflechtes, einige jedoch teilen sich bereits recht weit von letzterem, häufig in der Mitte ihres Verlaufes zwischen der zugehörigen Zelle und dem Geflecht, dichotomisch in zwei Fasern, welche zuweilen stark divergieren und von verschiedenen Seiten an das Analgeflecht herantreten, in dasselbe eindringen und in feinste, untereinander und mit benachbarten Ästchen andrer centraler Fortsätze anasomostierende Verzweigungen zerfallen.

Außerdem wird auch noch folgendes Bild einer Anastomose der centralen Fortsätze verschiedener sensibler Zellen erster Art untereinander beobachtet. Im äußersten Schwanzende der *Ascaris*-Männchen, hinter der Analöffnung, ist eine Gruppe sensibler Zellen erster und zweiter Art symmetrisch zu beiden Seiten der Längslinie des Körpers angeordnet, die als Fortsetzung des über der Analöffnung im Analgeflecht endigenden Bauchstranges gedacht werden kann. Die proximalen Zellen dieser Gruppe entsenden ihre centralen Fortsätze zum Analganglion, entsprechend der Lagerung der Zellen beiderseits von der Analöffnung. Derartige centrale Fortsätze vereinigen sich untereinander unter scharfen Winkeln über der Analöffnung, unterhalb des Analganglions (Fig. 48). Hier wird nun häufig eine Vereinigung zweier Fasern an ihrer Überkreuzungsstelle beobachtet, worauf die Fasern auseinandergehen und von verschiedenen Seiten zum Analgeflecht herantreten. Die Verschmelzung dieser Fasern untereinander erinnert ihrem Aussehen nach an das Chiasma nervorum opticorum. Die Verschmelzung ist dermaßen vollständig, daß an der Stelle derselben eine kleine viereckige Verdickung entsteht, in welcher die beiden Fasern voneinander nicht unterschieden werden können (Fig. 31). Ob hier nun ein gegenseitiger Austausch der Neurofibrillen erfolgt, ist jedoch schwer zu entscheiden, da die Neurofibrillen der Endabschnitte der centralen Fortsätze der sensiblen Zellen erster Art leider sich äußerst schwer färben und nur in einiger Entfernung von dem Analgeflecht, d. h. näher zur Zelle hin, deutlich in die Erscheinung treten. Das Analgeflecht färbt sich sehr leicht und tritt besonders deutlich an den Präparaten

hervor, an denen die Zellen des Analganglions schwach oder gar nicht gefärbt sind (Fig. 43, 48).

Unter den in der Subcuticula zwischen der Seitenlinie und dem Bauchnervenstrang gelegenen sensiblen Zellen erster Art werden sehr häufig multipolare Zellen mit drei und mehr Fortsätzen angetroffen (Fig. 18, 19, 20). Dieselben weisen desgleichen das Kennzeichen aller sensiblen Zellen erster Art auf, welches in dem Vorhandensein zweier langer charakteristischer Nervenfortsätze, eines peripherischen und eines centralen, besteht. Sämtliche übrige Fortsätze dieser Zellen endigen gewöhnlich in unmittelbarer Nähe der Zelle selber in kleinen Verbreiterungen, welche wie die Zelle selbst in der Subcuticula gelegen sind. Einige derselben geben Seitenäste ab, während andre die gleichen Verzweigungen an den verbreiterten Enden aufweisen. Diese Verzweigungen endigen ebenfalls in kleinen Erweiterungen. In allen kurzen Fortsätzen treten sehr deutlich die Neurofibrillen hervor, welche in den Endverbreiterungen in untereinander anastomosierende Ästchen zerfallen und ein dichtes Neurofibrillennetz ähnlich dem Netz in der Zelle selbst bilden. In den Fortsätzen, welche nur einen kurzen Verlauf haben, läßt sich das Fibrillennetz in der ganzen Länge des Fortsatzes erkennen, angefangen von dem Zellleibe; in diesem Fall ist dieses Netz die unmittelbare Fortsetzung des Neurofibrillennetzes in dem Zellkörper selbst. In den längeren Fortsätzen erstrecken sich diese Neurofibrillen parallel der Längsäste der ersteren bis zu der Endverbreiterung, in welcher sie ein Netz bilden.

Die sensiblen Zellen erster Art, welche außer den zwei langen Fortsätzen (einem peripherischen und einem centralen) noch einige der oben erwähnten kurzen Fortsätze besitzen, vereinigen sich häufig untereinander vermittels dieser letzteren. Ein kurzer Fortsatz einer Zelle verläuft zu einem gleichen Fortsatz einer andern Zelle und verschmilzt mit demselben dermaßen vollkommen, daß im Resultat gleichsam ein Fortsatz entsteht, welcher zwei Zellen miteinander verbindet. Es entsteht somit eine Anastomose zweier benachbarter Zellen, wobei in ihren übrigen Teilen diese Zellen sich durchaus nicht von andern sensiblen Zellen erster Art unterscheiden. In dem zwei Zellen verbindenden Fortsatz kann der direkte Übergang der Neurofibrillen aus einer Zelle in die andre wahrgenommen werden (Fig. 20 *b*). Die Fibrillen entspringen von dem Neurofibrillennetz einer der Zellen, strecken sich zu einem Bündel parallel gerichteter Fädchen, welche den ganzen, die Zellen verbindenden Fortsatz der Länge nach durchziehen und an dem Fibrillennetz der andern Zelle fächerförmig auseinander strahlen, sich verzweigen

und mit dem Netz verschmelzen. Derartige Anastomosen sensibler Zellen erster Art können sowohl bei jungen als auch bei alten *Ascaris*-Exemplaren wahrgenommen werden; sie werden recht häufig angetroffen zwischen weit voneinander abstehenden Zellen. Diese letzteren weisen sämtliche Kennzeichen der sensiblen Zellen erster Art auf, besitzen zwei lange Nervenfortsätze, von denen einer in einer Papille, der andre im Analganglion endigt und geben überhaupt keine Veranlassung, anzunehmen, daß die Anastomose zwischen ihnen der Rest eines unvollendeten Teilungsprozesses sei. Infolgedessen muß die Existenz einer unmittelbaren Verbindung zweier sensibler Zellen erster Art, vermittels ihrer kurzen Fortsätze und der Übergang der Fibrillen aus einer Zelle in eine andre anerkannt werden.

Ein Teil der sensiblen Zellen erster Art liegt im Schwanze männlicher Ascariden in der subcuticularen Schicht zwischen dem Bauchnervenstrang und den Seitenlinien. Ein andrer bedeutenderer Teil derselben ordnet sich im Gebiete jeder Seitenlinie an. In dem Schwanzende der männlichen Ascariden, ungefähr von der Analöffnung an, liegen Gruppen sensibler Zellen erster Art, den Seitenlinien entsprechend, wobei ihr spindelförmiger Körper nicht senkrecht zum Bauchnervenstrang gerichtet ist, wie die außerhalb der Seitenlinien gelegenen Zellen, sondern demselben parallel längs den Seitenlinien. Der peripherische Fortsatz dieser Zellen biegt fast unter rechtem Winkel ab und endigt, nachdem er die Richtung senkrecht zum Bauchnervenstrang eingeschlagen hat, in entsprechenden sensiblen Papillen. Die centralen Fortsätze dieser Zellen erstrecken sich parallel der Seitenlinie so wie ihr Zellkörper und durchlaufen längs der Seitenlinie beträchtliche Entfernungen.

Mit der Entfernung von dem Schwanzende nimmt die Zahl der längs der Seitenlinie gelegenen Zellen mit centralen Fortsätzen zu, so daß alsbald aus ihnen ein recht mächtiger Nervenstamm gebildet wird, welcher sich beiderseits längs der Seitenlinie erstreckt und unter dem Namen Bursalnerv bekannt ist. Nach der Ansicht der Mehrzahl der Forscher stellt derselbe einen Nervus recurrens des Bauchnerven dar; diese Ansicht ist jedoch vollkommen irrtümlich, da dieser Nerv in seinem Ursprung vollkommen selbständig ist. Ungefähr von der Analöffnung an gruppieren sich die sensiblen Zellen erster Art in der Gegend der Seitenlinie. Der peripherische Fortsatz einer jeden sensiblen Zelle erster Art verläuft von dem entsprechenden Endapparat (Papille) in der subcuticularen Schicht fast senkrecht zur Seitenline, wobei er, ohne letztere zu erreichen, nach unten abbiegt, zwischen die Muskelzellen eindringt,

unter rechtem Winkel kopfwärts umbiegt, alsdann in den Zellkörper übergeht, welcher mit dem zweiten (centralen) Fortsatz sich längs der Seitenlinie erstreckt. Auf diese Weise entsteht an der letzteren zunächst ein feiner, allmählich in der Richtung vom Schwanz kopfwärts an Dicke zunehmender Nervenstamm (Bursalnerv), welcher aus spindelförmigen sensiblen Zellen erster Art und ihren centralen Fortsätzen besteht (Fig. 39, 40). Sowohl ihrer Form als ihrem Aussehen nach unterscheiden sich diese Zellen durchaus nicht von den außerhalb der Seitenlinie gelegenen sensiblen Zellen erster Art. Die peripherischen Fortsätze dieser Zellen haben recht zahlreiche Seitenäste beim Übergange aus der Subcuticula in die Muskelschicht; hier endigen diese Seitenäste in kleinen Plättchen auf den nächstgelegenen Muskelzellen. In ebensolchen Plättchen endigen auch auf den Muskeln die Seitenäste der centralen Fortsätze, welche nicht weit von den Nervenzellen von jenen in großer Zahl abgehen. Mit der Entfernung von der Nervenzelle nehmen die centralen Fortsätze an Dicke zu. Dieselben geben in ihrem weiteren Verlauf keine weiteren Seitenäste ab und verlassen in einer beträchtlichen Entfernung von den Zellen in einem rechten Winkel die Seitenlinie, wobei sie in der subcuticularen Schicht zum Bauchnervenstrang hinziehen. Bevor sie jedoch denselben erreichen, teilen sie sich dichotomisch und zerfallen in feinste Ästchen. An der Stelle, wo die Subcuticula einen feinen Fortsatz abgibt, vermittels dessen sie mit dem Bauchstrang verbunden wird, biegen die feinen Ästchen der centralen Fortsätze in diesen Fortsatz der Subcuticula scharf ab, erreichen die Nervenzellen und -fasern des Bauchstranges und zerfallen zwischen denselben in feinste Nervenfibrillen, welche im Gebiete des Bauchstranges ein dichtes netzförmiges Nervengeflecht bilden; dieses letztere erinnert vollkommen an das Geflecht im Analganglion, welches ich als Analgeflecht bezeichnet habe. Zum Unterschied von diesem kann das Geflecht des Bauchstranges Bauchnervengeflecht benannt werden. Es erstreckt sich in einer beträchtlichen Entfernung längs des Bauchstranges und endigt dort, wo der Bursalnerv sehr fein wird. Der Bursalnerv nimmt jedoch in der Richtung vom Schwanze kopfwärts allmählich an Dicke ab, weil die centralen Fortsätze der denselben zusammensetzenden Zellen erster Art allmählich aus ihm heraustreten, um zum Bauchnervenstrang zu verlaufen, während die Zahl der in seinen Bestand eingehenden Zellen nicht zunimmt, sondern mit der Abnahme der sensiblen Papillen von dem Schwanz kopfwärts allmählich abnimmt. Auf diese Weise zerfällt der ganze Bursalnerv allmählich in die ihn zusammensetzenden Nervenfasern, welche zum Bauchstrang hinziehen. Einige Centimeter von dem

Schwanzende, je nach der Größe des Tieres, ist der Bursalnerv so dünn geworden, daß er kaum wahrgenommen wird und beiderseits längs der Seitenlinie in der Zahl von drei bis vier feiner Nervenfasern in der ganzen Länge des Tieres bis zu dem Schlundring sich erstreckt.

Aus dem oben Mitgeteilten geht nun hervor, daß 1) jeder der beiden Bursalnerven ein sensibler Nervenstrang ist, der aus sensiblen Zellen erster Art und ihren Fortsätzen besteht; 2) beide Bursalnerven selbständig im Schwanzende entstehen als eine kleine Gruppe bipolarer sensibler Zellen erster Art, welche sich längs der Seitenlinie erstrecken und vermittels ihrer peripherischen Fortsätze mit sensiblen Endapparaten verbunden sind; 3) der Bursalnerv sich zum Bauchstrang wie zu einem Nervencentrum verhält, indem zu letzterem die centralen Fortsätze der in ersterem gelegenen sensiblen Nervenzellen erster Art verlaufen; und 4) die Ansicht von Bütschli und andern Autoren, als wäre der Bursalnerv ein Nervus recurrens des Bauchstranges, irrtümlich ist.

Nach dem Ergebnis des von den sensiblen Zellen erster Art Mitgeteilten können diese folgendermaßen charakterisiert werden:

1) Dieselben stellen bi- oder multipolare Nervenzellen mit zwei langen Nervenfortsätzen, einem peripherischen und einem centralen, dar.

2) Der peripherische Fortsatz verläuft zu einem der sensiblen Endapparate der Haut (Papille), in welchem er sich in ein Netz feinster Nervenfasern verzweigt und mit seinem Endabschnitt, in Gemeinschaft mit der Faser zweiter Art in den Bestand eines feinen Stiftes, in dem eine jede Papille endigt, eingeht.

3) Auf seinem Gesamtverlauf weist der peripherische Fortsatz verzweigte und unverzweigte, verhältnismäßig kurze Seitenverästelungen auf, welche in kleinen Nervenplättchen, teilweise zwischen den Muskelzellen, teilweise auf letzteren, an der Berührungsstelle derselben mit der Subcuticula, teilweise auch in letzterer endigen.

4) Der centrale Fortsatz ist etwas länger und dicker als der peripherische; derselbe verläuft entweder zum Schlundring oder zum Bauchnervenstrang oder zum Analganglion, je nach der Lagerung der sensiblen Nervenzellen erster Art im Körper des Tieres. In allen drei Fällen vereinigen sich die centralen Fortsätze vieler Nervenzellen erster Art miteinander, verzweigen sich und bilden ein dichtes, netzförmiges Geflecht: a. ein Kopfgeflecht im Gebiete des Schlundringes, b. ein Bauchgeflecht im Gebiet des Bauchstranges und c. ein Analgeflecht im Analganglion. Die feinsten Ästchen dieser Geflechte anastomosieren

miteinander. Häufig anastomosieren die centralen Fortsätze verschiedener sensibler Zellen erster Art miteinander noch vor deren Eintritt in das netzförmige Geflecht.

5) Auf ihrem Gesamtverlauf, hauptsächlich jedoch näher zur Nervenzelle, gibt der centrale Fortsatz kurze verzweigte und unverzweigte Seitenäste ab, welche in kleinen Plättchen auf den Muskeln und zwischen den Muskelzellen endigen. Von dem centralen Fortsatz geht häufig ein langer Seitenast ab, welcher zu einer Papille verläuft und dort sich wie ein peripherischer Fortsatz verhält, d. h. ein Netz bildet, in den Bestand des Stiftes eingeht usw.

6) Der centrale Fortsatz entspringt bald von der Zelle selbst, bald von dem peripherischen Fortsatz in beträchtlicher Entfernung von der Zelle, bald von einem der kurzen Fortsätze der Zelle.

7) Außer einem peripherischen und einem centralen Fortsatz hat die sensible Zelle erster Art häufig noch viele andre Fortsätze, welche jedoch stets kurz sind, sich selten verzweigen und in unmittelbarer Nähe der Zelle in recht großen keulenförmigen Verbreiterungen, bald in der Subcuticula, bald auf den Muskeln endigen.

8) Einige sensible Zellen erster Art anastomosieren häufig vermittels eines der kurzen Fortsätze. Längs dieser Anastomose verlaufen die Neurofibrillen einer Zelle in eine andre.

9) In allen Fortsätzen der sensiblen Zellen erster Art treten sehr deutlich die Neurofibrillen hervor, welche in Gestalt eines Bündels feiner, wellenförmiger, durch eine dünne Schicht perifibrillärer Substanz voneinander getrennter Fäden verlaufen. In der Zelle verzweigen sich die Neurofibrillen und bilden ein dichtes, in allen Teilen der Zelle gleichmäßiges Netz, in dessen Mitte der Kern gelagert ist. Ein besonderes Netz um den Kern herum habe ich nicht beobachtet, ebenso wie Neurofibrillen, welche unverzweigt und ohne Anastomosen mit andern einzugehen durch die Zelle aus einem Fortsatz in einen andern ziehen.

10) Die sensiblen Zellen erster Art werden angetroffen: 1) im Kopfgebiet, in der Nähe des Schlundringes und in letzterem, 2) im vorderen Rumpfgebiet in der subcuticularen Schicht; 3) im Schwanze der Männchen und Weibchen, in der Subcuticula zwischen den Seitenlinien und dem Bauchstrang; 4) im Bursalnerven, welcher durchweg aus sensiblen Zellen erster Art und ihren Fortsätzen besteht.

b. Sensible Zellen zweiter Art.

Ein jeder sensible Endapparat der Haut in jedem Körperabschnitt von *Ascaris* (Männchen und Weibchen) besteht aus den Endverzwei-

gungen zweier Nervenfasern: einer Faser erster Art und einer zweiter Art, welche die peripherischen Fortsätze zweier verschiedener sensibler Zellen darstellen, ich bezeichne die letzteren entsprechend als Zellen erster Art und Zellen zweiter Art. Die ersteren sind durch zwei konstante lange Fortsätze, einen peripherischen und einen centralen, sowie durch viele andre in dem vorigen Kapitel dargelegte Kennzeichen charakterisiert. Die sensiblen Zellen zweiter Art weisen desgleichen charakteristische Kennzeichen auf, vermittels derer sie leicht von andern Nervenzellen und vor allem von den sensiblen Zellen erster Art unterschieden werden können. Im Unterschied von den letzteren besitzen dieselben nur einen Nervenfortsatz, welcher mit einer sensiblen Papille verbunden ist und somit einen peripherischen Fortsatz der Zelle zweiter Art, entsprechend dem gleichen Fortsatz der sensiblen Zellen erster Art darstellt. In der Papille geht dieser Fortsatz in ein dichtes Netz feinster Nervenfasern über und nimmt mit seinem Endabschnitt an der Bildung eines feinen Stiftes, in welchem jede Papille endigt, teil. An der Basis der Papille gibt dieser Fortsatz große, keulenförmige, kurze Sprossen ab, welche bisweilen eine Rosette um die Papillenbasis bilden (Fig. 8). In jeden dieser keulenförmigen Sprossen erstreckt sich ein kleines Bündel von Neurofibrillen, häufig in der Zahl von zwei bis drei, welche bei ihrem Eintritt in die keulenförmigen Sprossen sich dichotomisch teilen, feiner werden, miteinander anastomosieren und ein recht dichtes Netz bilden, das mit der perifibrillären Substanz die keulenförmige Verbreiterung zusammensetzt. — Von diesen keulenförmigen Sprossen bis zu der entsprechenden Zelle geben die erwähnten Fortsätze keine weiteren Verzweigungen ab und erstrecken sich als breite und recht dicke wellenförmige Bänder längs der subcuticularen Schicht bis zu ihrer bisweilen in recht weiter Entfernung von der entsprechenden Papille gelegenen Zelle.

Seiner Länge nach übertrifft der peripherische Fortsatz der sensiblen Zelle zweiter Art häufig den gleichen Fortsatz der entsprechenden sensiblen Zelle erster Art, besonders im Schwanze der *Ascaris*-Männchen, wobei er zuweilen auch dicker ist als letzterer, zuweilen jedoch auch dünner. Die Länge der peripherischen Fortsätze der sensiblen Zellen erster und zweiter Art kann überhaupt als charakteristisches Unterscheidungsmerkmal derselben nicht angesehen werden. Das charakteristischste Merkmal des peripherischen Fortsatzes der sensiblen Zelle zweiter Art ist das Vorhandensein zahlreicher, deutlich ausgeprägter, beträchtlich dicker Neurofibrillen, welche nicht nur als breite Bündel den Fortsatz seiner Länge nach durchziehen, sondern auch seitwärts

aus dem Bestand desselben austreten, wobei sie sich untereinander durchflechten und auf der Oberfläche des Fortsatzes ein dichtes Netz bilden, welches denselben allseitig umflicht. Oben habe ich mitgeteilt, daß dieser Fortsatz in der Papille sich in ein dichtes Netz feinster Nervenästchen verzweigt, welches die Hauptmasse der Papille darstellt. Die einzelnen Ästchen dieses Netzes treten aus dem Bereich der Papille heraus und endigen in einiger Entfernung von ihr in kleinen Verdickungen. An Dicke übertreffen diese Ästchen nicht die längs dem Fortsatz verlaufenden Fibrillen. Ein Teil dieser Ästchen erstreckt sich längs dem Fortsatz abwärts von der Papille und umflicht den Fortsatz auf dessen Oberfläche. Zu diesem Netz gesellen sich unweit von der Papille auch Neurofibrillen, welche sich von dem längs dem Fortsatz verlaufenden Neurofibrillenbündel abgesondert haben. Diese Neurofibrillen winden sich auf der Oberfläche des Fortsatzes, durchflechten sich miteinander und bilden um den Fortsatz ein dichtes Netz, welches gleichsam als Fortsetzung des dichten Netzes aus Neurofibrillenästchen dieses Fortsatzes in der Papille erscheint. — Wird somit ein peripherischer Fortsatz einer sensiblen Zelle zweiter Art von der Papille zu der Zelle hin in seinem Verlauf verfolgt, so kann wahrgenommen werden, daß sich längs demselben von der Papille gleichsam ein dichtes Netz feinster Nervenästchen herabsenkt, die an Dicke die Neurofibrillen dieses Fortsatzes nicht übertreffen. Die Mehrzahl der Ästchen dieses den Fortsatz umflechtenden Netzes endigen in kleinen in der Nähe des Fortsatzes und auf ihm selber gelegenen Verdickungen, welche an ebensolche Ästchen mit kleinen Verdickungen erinnern, welche von dem dichten Netz dieses Fortsatzes in der Papille abgehen. Alle diese Verzweigungen gewähren dem Fortsatz ein zerzaustes, rauhes Aussehen, infolgedessen er recht leicht von dem peripherischen Fortsatz einer sensiblen Zelle erster Art unterschieden werden kann. Ein derartiges Aussehen hat übrigens der Fortsatz häufig nicht auf seinem Gesamtverlauf, sondern nur in dem der Papille zunächst gelegenen Abschnitt, da das den Fortsatz oberflächlich umflechtende Netz häufig in einiger Entfernung von der Papille, weit ab von der Zelle endigt; in diesem Fall erscheint der Fortsatz in seinem vom Netz freien Teil vollkommen glatt, wobei er sich kaum von dem peripherischen Fortsatz einer sensiblen Zelle erster Art, besonders wenn dieser wenige Verzweigungen aufweist, unterscheidet, um nun die Herkunft eines derartigen Fortsatzes zu bestimmen, ist es erforderlich, denselben bis zur Zelle zu verfolgen.

Die sensible Zelle zweiter Art hat größtenteils eine birn- oder kugelförmige Form und enthält einen beträchtlich großen Kern. Von der

Zelle entspringt eine große Zahl kurzer, feiner, stark verzweigter Fortsätze, welchen durchaus die Bezeichnung »Dendriten« zukommt. Die Anordnung und die Ursprungsweise der letzteren ist recht mannigfaltig, ihre Richtung ist jedoch stets eine gleiche: dieselben sind stets abwärts von der Zelle zu den Muskeln hin gerichtet. Die Zelle liegt in der Subcuticula oberflächlicher, d. h. näher zur Cuticula, als ihre Dendriten. Letztere entspringen häufig von der Zelle in einem breiten Bündel von der dem Ursprung des peripherischen Fortsatzes entgegengesetzten Seite. Das Bündel zerfällt in der Nähe seiner Abgangsstelle von der Zelle in eine große Zahl nach allen Richtungen verlaufender feinster Ästchen, welche mit Verdickungen verschiedener Größe besetzt sind und in birnförmigen, bisweilen recht großen Verdickungen endigen. Die Dendriten ordnen sich somit fächerförmig in der Nähe der Zelle an (Fig. 24, 25, 27, 29, 30). Die breite Seite dieses Fächers ist nach abwärts gerichtet, da sofort nach ihrem Abgange von der Zelle sämtliche Dendriten scharf nach abwärts abbiegen, indem sie sich gleichsam unter die Zelle begeben. Bei der Aufsicht auf eine sensible Zelle zweiter Art (zu welchem Zweck das Flächenpräparat mit der Cuticula aufwärts gelagert werden muß) bedeckt dieselbe die unter ihr gelegenen Dendriten, welche somit eine tiefere Lage einnehmen als die Zelle selbst. Für die Untersuchung der Dendriten ist es erforderlich, das Präparat umzukehren. Bisweilen entspringt von der Zelle nicht ein Bündel Dendriten, sondern zwei, welche alsdann in Gestalt zweier Fächer die untere Seite der Zelle einhüllen (Fig. 29). Sehr häufig jedoch entspringen die Dendriten von der Zelle in Gestalt mehrerer verschieden dicker Bündel oder in Gestalt einzelner dünner Ästchen, welche nach abwärts verlaufen und in verschieden gestalteten und verschieden großen Anschwellungen endigen; in gleichen Anschwellungen endigen auch die Ästchen, in welche die Dendritenbündel zerfallen. Die zahlreichen verzweigten und gewundenen Dendriten gewähren der Zelle ein charakteristisches Aussehen, infolgedessen sie sich leicht von den sensiblen Zellen erster Art unterscheiden. Häufig entspringt von der Zelle außer den kurzen und feinen Dendriten noch ein dicker, verhältnismäßig langer Fortsatz, welcher alsbald sich teilt und in eine große Zahl feiner Ästchen mit verschiedenartigen Anschwellungen zerfällt. Ein derartiger Fortsatz hat das Aussehen eines dichten Baumes und nimmt mit seinen zahlreichen Verzweigungen einen um das Mehrfache größeren Raum ein als die Zelle (Fig. 24).

Bisweilen jedoch geht statt zahlreicher kurzer Dendriten ein langer und verhältnismäßig feiner Fortsatz von der sensiblen Zelle zweiter Art,

und zwar von der der Abgangsstelle des peripherischen Fortsatzes entgegengesetzten Seite ab; ein derartiger Fortsatz erstreckt sich bisweilen auf eine weite Entfernung von der Zelle, infolgedessen die Zelle, welcher enge Dendriten fehlen, bipolar erscheint und an eine sensible Zelle erster Art erinnert; wird jedoch dieser Fortsatz weiter verfolgt, so erweist es sich, daß er zu benachbarten sensiblen Zellen zweiter Art verläuft und sich hier in eine große Zahl feinster Ästchen verzweigt, welche den Verästelungen der kurzen Dendriten gleichen. Ein derartiger langer, zu benachbarten sensiblen Zellen zweiter Art verlaufender Fortsatz läßt sich häufig auch bei Vorhandensein kurzer, verzweigter Dendriten beobachten. In diesem Fall unterscheidet er sich von letzteren durch seine größere Länge, behält jedoch den Charakter andrer Dendriten bei.

Die Mehrzahl der Dendriten erreicht die Muskelschicht und liegt mit ihren Endanschwellungen den Muskelzellen an; teilweise dringen einige derselben auch zwischen die letzteren ein; ein andrer Teil derselben endigt in gleichen Anschwellungen in der Subcuticula. Häufig verläuft ein Teil der Dendriten einer sensiblen Zelle zweiter Art zu den Dendriten einer andern gleichen Zelle, gewöhnlich der nächsten, und tritt mit letzterer in engste Berührung, wobei sich die Dendriten beider Zellen dermaßen verflechten, daß sie voneinander nicht unterschieden werden können (Fig. 30). Die Vereinigung sensibler Zellen zweiter Art vermittels ihrer Dendriten ist besonders deutlich im Schwanze der *Ascaris*-Männchen zu erkennen, wo die Zahl dieser Zellen eine recht beträchtliche ist. Nahe beieinander gelegene sensible Zellen zweiter Art vereinigen sich vermittels ihrer kurzen Dendriten, wobei ein Teil der Dendriten zu einer Zelle, ein andrer zu einer zweiten verläuft, so daß schließlich eine Reihe von Zellen entsteht, welche vermittels ihrer kurzen Fortsätze dermaßen miteinander verbunden sind, daß eine Zelle stets nur mit zwei Zellen sich vereinigt. Bisweilen jedoch weisen einige dieser Zellen zwischen ihren Dendriten einen längeren Fortsatz auf, welcher nicht nur zu einer nächstbenachbarten Zelle verläuft, mit deren Dendriten sich seine Verästelungen verflechten, sondern zu einer Reihe sensibler Zellen zweiter Art, mit deren Dendriten sich seine Verästelungen abermals durchflechten (Fig. 25, 29). Ein derartiger langer Fortsatz wird gewöhnlich an isoliert gelegenen sensiblen Zellen zweiter Art, z. B. im Schwanzende von *Ascaris*-Männchen hinter der Analöffnung, an Zellen in der Subcuticula zwischen dem Bauchnervenstrang und den Seitenlinien, sowie in der Nähe des Schlundringes beobachtet. In allen diesen Fällen entspringt von den sensiblen Zellen zweiter Art

ein langer Fortsatz, welcher zu einer oder mehreren gleichartigen, häufig weit entfernt voneinander gelegenen Zellen verläuft, und in deren Nähe in zahlreiche, mit mannigfachen Anschwellungen besetzte und den Verzweigungen der kurzen Dendriten gleichende Ästchen zerfällt. Diese letzteren durchflechten sich mit den Dendriten einer oder einer Reihe von sensiblen Zellen zweiter Art, verfeinern sich allmählich und gehen allmählich in diesen Verästelungen auf. In der Mehrzahl der Fälle verzweigen sich und endigen die Fortsätze an der ersten von ihnen erreichten sensiblen Zelle zweiter Art. Auf diese Weise entsteht ein inniger Verband der Mehrzahl der sensiblen Zellen zweiter Art. Ich betone ausdrücklich der Mehrzahl der Zellen, da ich häufig Gelegenheit hatte, vollkommen isolierte sensible Zellen zweiter Art zu beobachten, welche eine große Zahl kurzer Dendriten, jedoch keinen langen, außer dem peripherischen Fortsatz besaßen; vermittels des letzteren werden die sensiblen Zellen zweiter Art durch die sensiblen Papillen mit den sensiblen Zellen erster Art verbunden.

Was nun den Bau der sensiblen Zellen zweiter Art anbetrifft, so ist zunächst zu konstatieren, daß in denselben die Neurofibrillen besonders deutlich sowohl in den Fortsätzen als auch in dem Zellkörper selbst in Erscheinung treten. Die Anordnung derselben in dem Zellkörper weist jedoch einige Unterschiede von derjenigen in den sensiblen Zellen erster Art auf. Nach ihrem Übergang aus dem peripherischen Fortsatz, in welchem sie in einem breiten Bündel gelegen sind, in die Zelle selbst, teilen sich die Neurofibrillen größtenteils dichotomisch (Fig. 26), verfeinern sich, anastomosieren miteinander, infolgedessen ein dichtes intracelluläres Neurofibrillennetz entsteht, welches gleichmäßig in allen Teilen der Zelle verteilt ist und dem Netz in den sensiblen Zellen erster Art entspricht. Außer diesem Netz sind jedoch in den sensiblen Zellen zweiter Art lange, unverzweigte, an der Bildung des Netzes nicht teilnehmende Neurofibrillen zu erkennen, welche aus dem peripherischen Fortsatz durch die Zelle hindurch in die Dendriten ziehen (Fig. 41). Diese Neurofibrillen sind entweder einzeln gelegen oder verlaufen in kleinen Bündeln zu zwei oder drei Fibrillen, weche sich bereits in dem peripherischen Fortsatz von dem allgemeinen Neurofibrillenbündel absondern und bis in die feinsten Verzweigungen der Dendriten sich erstrecken. Häufig sind die von der Zelle entspringenden Dendriten dermaßen fein, daß in ihnen nur eine Neurofibrille zu erkennen ist, infolgedessen der Eindruck erhalten wird, als gingen von den Zellen einzelne Neurofibrillen ab (Fig. 27). Ein jeder dieser feinen Dendriten endigt in einer kleinen Anschwellung.

In Anbetracht des Mitgeteilten können somit die sensiblen Zellen zweiter Art folgendermaßen charakterisiert werden:

1) Sie stellen Nervenzellen dar, welche gewöhnlich einen langen Nervenfortsatz und eine große Anzahl kurzer, in nächster Nähe der Zelle stark verästelter Dendriten aufweisen.

2) Der Nervenfortsatz verläuft zu einem sensiblen Endapparat der Haut (Papille) und stellt somit den peripherischen Fortsatz der Zelle dar. An der Basis der Papille gibt er keulenförmige Sprosse ab und bildet in der Papille selber ein mächtiges Netz feinster Nervenästchen, welches die Hauptmasse der Papille bildet. Der Endabschnitt des Fortsatzes beteiligt sich zusammen mit der Faser erster Art an der Bildung des feinen Stiftes.

3) Die Dendriten entspringen entweder unmittelbar aus der Zelle, oder beginnen in einem gemeinsamen Stamm, welcher sich alsbald in eine große Zahl von Ästchen verzweigt, von denen jedes in einer kleinen Anschwellung entweder auf den Muskeln oder in der Subcuticula endigt.

4) Die Mehrzahl der sensiblen Zellen zweiter Art ist durch ihre Dendriten miteinander verbunden, welche sich hierbei mit ihren feinsten Verzweigungen untereinander verflechten.

5) Sowohl in dem Nervenfortsatz als auch in den Dendriten verlaufen die Neurofibrillen in Gestalt von Bündeln wellenförmiger Fäden. In der Zelle selber teilt sich ein Teil der Neurofibrillen dichotomisch, anastomosiert miteinander und bildet ein dichtes intracelluläres Netz, welches gleichmäßig in der Zelle verteilt ist. Ein andrer Teil der Neurofibrillen durchzieht die Zelle von dem peripherischen Fortsatz aus und verläuft in die Dendriten, ohne sich zu verzweigen und ohne an der Bildung des intracellulären Netzes teilzunehmen.

6) Die sensiblen Zellen zweiter Art werden angetroffen: 1) in der Nähe des Schlundringes und in dem Schlundringe selber; 2) im vorderen Rumpfgebiet in der subcuticularen Schicht; 3) im Schwanze der Männchen und Weibchen in der subcuticularen Schicht längs den Seitenlinien.

Motorische Zellen.

Die Bestimmung der motorischen Funktion der Nervenzellen erfolgt bei *Ascaris* ebenso wie bei andern Tieren auf Grundlage zweier Grundkennzeichen: 1) der Verbindung derselben mit sensiblen Nervenzellen und 2) der Verbindung derselben mit Muskelzellen vermittels Verzweigungen ihrer Fortsätze, welche auf den Muskeln in Nervenapparaten endigen.

Der Entwicklungsgrad des Nervensystems von *Ascaris* schließt

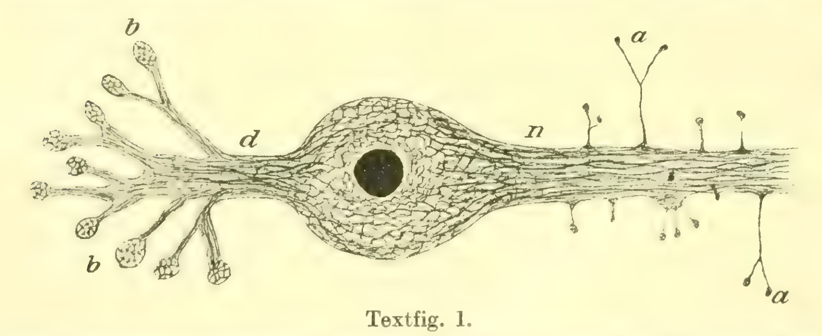
bereits das Vorhandensein von Nerven-Muskelapparaten ein, welche eine Kette aus drei Elementen darstellt: 1) einer sensiblen Zelle, 2) einer motorischen Zelle und 3) einer Muskelzelle. Tatsächlich existiert natürlich eine derartige Kette nicht, oder richtiger, wenn überhaupt irgendwo eine derartige Kette existiert, so nur auf irgendwelchen früheren Entwicklungsstadien, als sie das Nervensystem von *Ascaris* darstellt. Hier erscheint jedoch diese Kette nur als der Ausdruck eines Schemas der Beziehungen dreier Elemente: einer sensiblen, motorischen und einer Muskelzelle zueinander. De facto gewähren die Beziehungen dieser Elemente zueinander ein sehr kompliziertes und verwickeltes Bild.

Die motorischen Zellen von *Ascaris* sind nur mit den centralen Fortsätzen der sensiblen Zellen erster Art verbunden; die sensiblen Zellen zweiter Art beteiligen sich nicht unmittelbar an dieser Verbindung. Die centralen Fortsätze der sensiblen Zellen erster Art treten jedoch nicht einzeln und unmittelbar in Verbindung mit den motorischen Zellen. Der centrale Fortsatz einer jeden sensiblen Zelle erster Art verschmilzt zunächst mit seinen Endverzweigungen mit ebensolchen Verzweigungen der centralen Fortsätze andrer sensibler Zellen erster Art. Das Produkt dieser Vereinigung tritt nun in Verbindung mit verschiedenen Teilen der motorischen Zellen, und zwar nicht einer sondern mehrerer. Das Produkt der Verschmelzung der Endabschnitte der centralen Fortsätze der sensiblen Zellen erster Art stellt sich, wie bereits oben beschrieben worden ist, als dichtes, netzförmiges Nervengeflecht dar: Das Kopf-, Bauch- und Analgeflecht. Diese Geflechte stellen die Verbindung zwischen den verschiedenen Gruppen der sensiblen und motorischen Zellen dar. Anderseits ist auch jede motorische Zelle nicht mit einer, sondern gewöhnlich mit mehreren Muskelzellen verbunden, welchen sie die reichlichen, in Endapparaten endigenden Verzweigungen ihrer Fortsätze zusendet. Die Kette des Nerven-Muskelapparates von *Ascaris* schließt somit ganze Abschnitte des Nervensystems in sich ein.

Ihrer Größe nach verdienen die motorischen Nervenzellen von *Ascaris* vollkommen die Bezeichnung »Riesenzellen«, da sie nicht nur um das Mehrfache die sensiblen Zellen beider Art an Größe übertreffen, sondern überhaupt den größten Nervenzellen der Wirbellosen, wie z. B. der Blutegel, zugerechnet werden müssen. Größtenteils von flacher, beiderseits komprimierter Form (wie die sensiblen Zellen erster Art), erreicht der Körper der motorischen Zelle einen Querdurchmesser von 150—200 μ, wobei er mit unbewaffnetem Auge zu erkennen ist. Ungemein dick sind auch die motorischen Nervenfasern — die Fortsätze dieser Zellen. Ihr Durchmesser beträgt bis zu 10—50 μ.

Nach der Menge und dem Charakter der Fortsätze der motorischen Zellen von *Ascaris* können sie in vier Typen eingeteilt werden.

1) Erster Typus der motorischen Zelle. Die Zelle weist zwei Fortsätze auf, einen kurzen und einen langen. Der erstere verzweigt sich in der Nähe des Zellkörpers in eine Menge verhältnismäßig dicker, in großen, keulenförmigen Anschwellungen endigenden Ästchen (Fig. 54), welche in den Nervengeflechten der sensiblen Zellen erster Art eingelagert sind. Der zweite lange, beträchtlich dicke Fortsatz erstreckt sich auf eine weite Entfernung von dem Zellkörper (seine Länge beträgt mehrere Centimeter), wobei er mit der Entfernung von der Zelle sich



Textfig. 1.

Erster Typus der motorischen Zellen (Schema). *d*, Dendrit; *b*, *b*, keulenförmige Endanschwellungen desselben; *n*, Nervenfortsatz mit Seitenästchen, welche motorische Endapparate (*a*) führen.

allmählich verfeinert. Auf seinem ganzen Verlauf, in einiger Entfernung von dem Zellkörper beginnend, gibt dieser Fortsatz verhältnismäßig kurze, meistens in rechtem Winkel von ihm abgehende Seitenäste ab. Einige dieser sind kurz und verzweigen sich nicht, andre sind lang und verästeln sich; sämtliche Fortsätze jedoch endigen in kleinen Verdickungen verschiedener Form, welche den Muskelzellen aufliegen. Jeder lange Fortsatz der motorischen Zelle endigt selber in mehreren längeren Ästchen, welche die gleichen, den Muskeln aufliegenden Anschwellungen tragen.

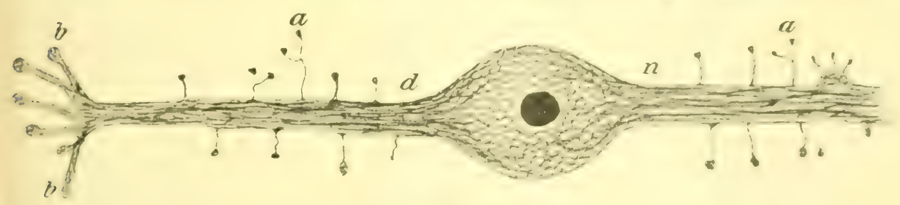
Zweiter Typus der motorischen Zellen. Die Zelle hat drei Fortsätze: zwei kurze und einen langen. Die ersteren entspringen gewöhnlich von entgegengesetzten Seiten des Zellkörpers und sind häufig in einer geraden Linie gelagert. Der lange Fortsatz schlägt in diesem Fall eine zu ihnen senkrechte Richtung ein. Bisweilen sind jedoch die kurzen Fortsätze in einem mehr oder weniger spitzen Winkel zueinander genähert. In beiden Fällen endigt jeder kurze Fortsatz in Verzwei-

gungen mit großen, keulenförmigen Anschwellungen. Letztere sind in den Nervengeflechten der sensiblen Zellen erster Art gelagert. Der lange Fortsatz verhält sich ebenso wie in den motorischen Zellen des ersten Typus.

Textfig. 2.

Zweiter Typus motorischer Zellen (Schema). *d. d.* Dendriten; *b. b,* ihre keulenförmigen Endanschwellungen; *n,* Nervenfortsatz mit Seitenästchen, welche motorische Endapparate (*a*) führen.

Dritter Typus motorischer Zellen. Die Zelle besitzt zwei von entgegengesetzten Seiten abgehende lange Fortsätze. Beide Fortsätze sind mit Seitenästen besetzt, welche größtenteils unter



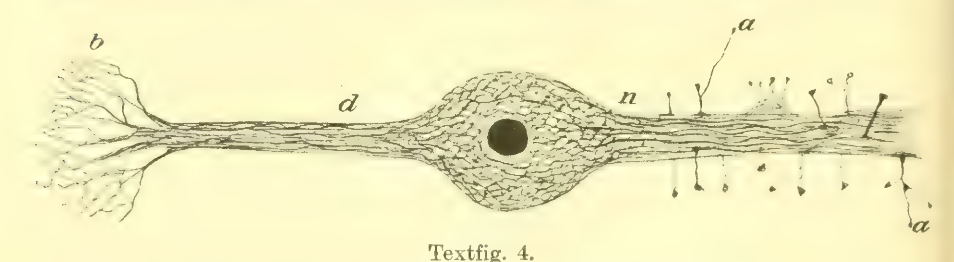
Textfig. 3.

Dritter Typus motorischer Zellen (Schema). *d.* Dendrit; *b. b.* dessen keulenförmige Endanschwellungen; ***n*, Nervenfortsatz; *a*, Seitenästchen, welche motorische Endapparate führen.**

rechtem Winkel abgehen und in Anschwellungen endigen; letztere liegen Muskelzellen auf. Ein Fortsatz endigt in Verzweigungen mit großen,

keulenförmigen Verbreiterungen, welche in den Nervengeflechten der sensiblen Zellen erster Art eingelagert sind; der andre Fortsatz endigt in Verzweigungen mit verschiedenartigen Endanschwellungen, welche den Muskelzellen aufliegen.

Vierter Typus der motorischen Zellen. Die Zelle weist zwei lange Fortsätze auf, von denen nur einer den Muskeln aufliegende und auf denselben in verschiedenartigen Endanschwellungen endigende Seitenäste besitzt, während der andre Fortsatz auf seiner ganzen Länge glatt erscheint, keine Seitenäste abgibt, an Dicke allmählich abnimmt



Textfig. 4.
Vierter Typus motorischer Zellen (Schema). *d*, Dendrit; *b*, dessen Endverzweigungen; *n*. Nervenfortsatz mit Seitenästchen, welche motorische Endapparate (*a*) führen.

und in reichlichen Verzweigungen endigt; letztere gehen in feinste Nervenästchen über, welche mit den gleichen Verzweigungen andrer motorischer Zellen des vierten Typus (Fig. 47) ein dichtes Nervengeflecht bilden. Diese Verzweigungen verschmelzen mit den Nervengeflechten der sensiblen Zellen erster Art.

Jeder dieser vier Typen motorischer Zellen hat seine bestimmte Lage in dem Nervensystem. Der erste und zweite Typus dieser Zellen wird nur in dem Schlundring und in dem Analganglion angetroffen. Die Zellen des dritten und vierten Typus gehen in den Bestand des Bauch- und Rückennervenstranges ein. Die Nervenstämme der Seitenlinie des vorderen Körperabschnittes bestehen hauptsächlich aus motorischen Zellen des vierten Typus. Die angeführten Lageverhältnisse der motorischen Zellen in dem Nervensystem beziehen sich ausschließlich auf den Zellkörper: die Fortsätze liegen größtenteils in einem andern Abschnitt als die Zelle. So liegen die kurzen Fortsätze der motorischen Zellen des ersten und zweiten Typus in dem Schlundring, wie auch der entsprechende Zellkörper, die langen, mit Seitenästen versehenen Fortsätze verlaufen in einem der Nervenstämme und erstrecken sich in demselben weitab vom Schlundring. Dasselbe gilt auch für das Analganglion, in welchem desgleichen Zellen

des ersten und zweiten Typus mit ihren kurzen Fortsätzen gelegen sind, während die langen Fortsätze im Bauchnervenstrang verlaufen. Viele in den Nervenstämmen gelegene Zellen des dritten und vierten Typus entsenden ihre Fortsätze in den Schlundring und in das Analganglion, in welchem sie sich verzweigen und mit den entsprechenden sensiblen Nervengeflechten in Verbindung treten. Viele motorische Zellen des dritten und vierten Typus sind in toto, d. h. mit ihren sämtlichen Fortsätzen, in einem der Nervenstämme gelegen, mit Ausnahme der Seitenästchen, welche in Endapparaten endigen; diese treten gewöhnlich aus dem Bereich des Nervenstammes heraus.

Aus dem über die Typen der motorischen Zellen Mitgeteilten geht hervor, daß sie sämtlich zwei Arten von Fortsätzen besitzen: 1) einen oder mehrere Fortsätze, welche vermittels ihrer Endverzweigungen mit den sensiblen Nervengeflechten in Verbindung treten, und 2) einen Fortsatz mit zahlreichen Seitenästchen, welche in Endapparaten auf den Muskeln endigen. Die ersten Fortsätze entsprechen den Dendriten der motorischen Zellen der höheren Tiere, der zweite — den Nervenfortsätzen (Axonen). Die Nervenfortsätze (Axonen), welche Seitenästchen mit Endapparaten auf den Muskeln abgeben, sind bei sämtlichen Typen der motorischen Zellen von *Ascaris*, sowohl ihrer Zahl als auch ihrem Charakter nach, gleich. Die Unterschiede der einzelnen Typen der motorischen Zellen von *Ascaris* betreffen somit ausschließlich die Zahl und den Charakter der Dendriten.

Zwischen dem ersten und zweiten Typus der motorischen Zellen besteht der Unterschied bloß in der Zahl und in der ungleichen Länge der Dendriten: bei den Zellen des ersten Typus liegen die Dendritenverzweigungen an der Zelle selber und umgeben häufig den Zellleib; die Dendriten der Zellen des zweiten Typus verzweigen sich in beträchtlicher Entfernung von der Zelle. In beiden Fällen ist jedoch der Charakter sowohl der Endverzweigungen der Dendriten als auch der Fortsätze selber der gleiche. Hinsichtlich der Endverzweigungen der Dendriten gleicht auch der dritte Typus der motorischen Zellen vollkommen den beiden ersten; der Charakter des Fortsatzes selber sowie seine Länge stellen jedoch einen wesentlichen Unterschied von den Zellen der andern Typen dar: vermittels seiner Endverzweigungen tritt der Dendrit dieser Zellen in Verbindung mit den sensiblen Nervengeflechten, und entspricht somit vollkommen den Dendriten der Zellen der ersten zwei Typen, im übrigen Teil seines Verlaufes weist jedoch der Dendrit einer motorischen Zelle dritten Typus den Charakter eines

Nervenfortsatzes auf, d. h. er gibt auf seinem gesamten, beträchtlich langen Verlauf Seitenästchen ab, welche in Endapparaten auf den Muskeln endigen. Der Dendrit der Zellen des vierten Typus zeichnet sich von den andern durch den Charakter seiner Endverzweigungen, welche mit den sensiblen Nervengeflechten in Verbindung treten, aus. Diese Endverzweigungen bilden keine kolbenförmigen Anschwellungen wie die Dendriten der andern Zelltypen, sondern dringen in Gestalt feinster Ästchen in die sensiblen Geflechte vor. In den übrigen Abschnitten gleichen sie den Dendriten der motorischen Zellen des zweiten Typus, unterscheiden sich von ihnen nur durch ihre beträchtliche Länge.

Was den feineren Bau der motorischen Zellen anbetrifft, so offenbart die Methylenblaumethode in denselben Neurofibrillen, welche in dem Zellleibe unabhängig von dem Typus der Zelle ein dichtes, im allgemeinen an das gleiche Netz in den sensiblen Zellen des ersten Typus erinnerndes Netz bilden. Das Netz breitet sich gleichmäßig über den ganzen Zellkörper aus, und nur in den großen motorischen Zellen läßt sich eine gewisse Verdichtung des Netzes um den Kern herum wahrnehmen. Das Neurofibrillennetz dringt auch in die Fortsätze der Zelle ein und läßt sich in ihnen auf eine beträchtliche Entfernung von der Zelle selber verfolgen. Sowohl in den Nervenfortsätzen als auch in den Dendriten sind außer den Neurofibrillennetzen auch eine beträchtliche Anzahl langer Neurofibrillen zu erkennen, welche zuweilen in den Fortsätzen ganze Bündel bilden. Die Hauptmasse der Fortsätze stellt jedoch das Neurofibrillennetz dar, das nur in den feinen Verzweigungen endigt, in welchen alsdann nur die langen Neurofibrillen vorhanden sind. In den Endverzweigungen, sowohl der Dendriten als auch der Seitenästchen der Nervenfortsätze, entstehen wiederum Neurofibrillennetze, mit welchen eigentlich ein jedes Ästchen endigt. Die keulenförmigen Endverbreiterungen der Dendriten der motorischen Zellen aller drei Typen sind ebenso gebaut wie die keulenförmigen Sprossen der sensiblen Zellen zweiter Art im Gebiet der Sinnespapillen. Hier wie dort ist ein dichtes die gesamte keulenförmige Anschwellung anfüllendes Neurofibrillennetz vorhanden (Fig. 54). Dieses Netz erstreckt sich auch in den dünnen Fuß der keulenförmigen Anschwellung, in welchem jedoch auch die langen, von der Zelle zur keulenförmigen Anschwellung verlaufenden Neurofibrillen zu erkennen sind. Die Endverzweigungen der Dendriten der motorischen Zellen des vierten Typus erinnern in hohem Maße an die Endverzweigungen der centralen Fortsätze der sensiblen Zellen erster Art (Fig. 47). Wie in diesen, so stellen sie auch hier feine, sowohl untereinander als

auch mit Endverzweigungen der Dendriten andrer motorischer Zellen des vierten Typus anastomosierende Ästchen dar, welche auf diese Weise ein dichtes, netzförmiges Geflecht bilden; dasselbe erinnert vollkommen an die sensiblen Geflechte, so daß nur eine genaue Beobachtung davon überzeugt, daß dieses Geflecht den Dendriten der motorischen Zellen des vierten Typus angehört.

Weiter oben ist ausgeführt worden, daß folgende Abschnitte des Nervensystems vorwiegend aus motorischen Zellen und ihren verschiedenen Teilen bestehen: 1) das Analganglion, 2) der Bauchstrang, 3) der Rückenstrang und zum Teil 4) der Schlundring, d. h. sämtliche Hauptabschnitte des Nervensystems von *Ascaris*.

Das Analganglion besteht seiner Hauptmasse nach aus motorischen Zellen des ersten und zweiten Typus mit deren Dendriten. Die Nervenfortsätze (Axonen) dieser Zellen verlaufen nach vorn in den Bauchstrang, welcher somit unmittelbar mit dem Analganglion verbunden ist. Diese Verbindung wird jedoch nicht nur durch die Nervenfortsätze der Zellen des Analganglions hergestellt, da auch die motorischen, im Bauchstrang gelegenen motorischen Zellen desgleichen ihre Fortsätze jedoch nicht die Axonen, sondern die Dendriten dem Analganglion zusenden; es sind das Dendriten motorischer Zellen des dritten Typus, welche Seitenästchen abgeben und in keulenförmigen Anschwellungen endigen; letztere liegen in dem Analganglion zwischen den Verzweigungen der Dendriten seiner motorischen Zellen. Die motorischen Elemente des Analganglions sind somit folgende: 1) die motorischen Zellen des ersten Typus und deren Dendriten, 2) die motorischen Zellen des zweiten Typus und deren Dendriten und 3) die Endverzweigungen der Dendriten motorischer Zellen des dritten Typus. Diese sämtlichen Bestandteile des Analganglions sind von dem dichten Netz des analen sensiblen Nervengeflechtes umflochten, dessen Herkunft im Kapitel über die sensiblen Zellen beschrieben worden ist. Die Ästchen des sensiblen Geflechtes umflechten mit einem dichten Netz hauptsächlich die keulenförmigen Anschwellungen und überhaupt sämtliche Dendritenverzweigungen der motorischen Zellen.

Der Bauchnervenstrang erstreckt sich vom Analganglion bis zum Schlundring. Mit beiden Gebilden ist er unmittelbar verbunden, geht gleichsam in dieselben über. Sein hinterer, sich dem Analganglion anschließender Teil ist aus Axonen motorischer Zellen des ersten und zweiten Typus und langen Dendriten motorischer Zellen des dritten Typus aufgebaut. Sowohl diese als jene erstrecken sich in Gestalt dicker Nervenfasern auf beträchtliche Entfernungen und entsenden

dicht beieinander gelegene Seitenästchen, welche meistenteils aus dem Bereich des Stranges austreten und auf Muskeln endigen. Der mittlere Teil des Bauchstranges besteht hauptsächlich aus motorischen Zellen des dritten Typus und deren langen Fortsätzen. Die Zellen sind bald einzeln, bald in kleinen Gruppen zu drei und vier, im allgemeinen jedoch im Bauchstrang zerstreut gelegen. Längs dem ganzen Strange sind außerdem noch die keulenförmigen Endanschwellungen ihrer Dendriten sichtbar, welche von feinsten Fasern des sensiblen Bauchgeflechtes umflochten sind. Die Dendriten sind auf ihrer ganzen Länge so wie die Nervenfortsätze mit Seitenästen besetzt. Die Nervenfortsätze endigen nicht in keulenförmigen Anschwellungen, sondern in einigen langen Ästchen, welche sich weit vom Bauchstrang entfernen und auf Muskeln in verschiedengestalteten Endapparaten endigen. Der vordere Abschnitt des Bauchstranges besteht aus 1) Nervenfortsätzen motorischer Zellen des ersten und zweiten Typus, deren Zellkörper im Schlundring gelegen ist, 2) Dendriten motorischer Zellen des dritten und vierten Typus, deren Zellkörper im Strange selber, häufig in unmittelbarer Nähe des Schlundringes liegen. Außer den angeführten motorischen Elementen sind in dem Bauchstrang auch sensible Nervenfasern, welche sich vom Schlundring längs dem Strang erstrecken, angeordnet. Diese Fasern zeichnen sich durch ihre Feinheit vor den motorischen Fasern aus und verzweigen sich in feinste Ästchen, welche Geflechte bilden und die Endverzweigungen der Dendriten der motorischen Zellen umflechten. Beim Männchen vermengen sich diese sensiblen Ästchen mit dem stark entwickelten Bauchgeflecht.

Der Rückennervenstrang ist im allgemeinen ebenso gebaut wie der vordere Abschnitt des Bauchstranges, wenngleich ersterer auch beträchtlich dünner ist als letzterer. In dem Rückenstrang wiegen motorische Zellen des vierten Typus vor, deren Dendriten in den Schlundring eindringen und sich in demselben verzweigen. Das hintere Ende des Rückenstranges besteht ausschließlich aus motorischen Zellen des dritten Typus, mit deren Axonen er auch endigt.

Außer den beiden Hauptsträngen, dem Rücken- und dem Bauchstrang, sind in dem vorderen Körperabschnitt noch Seitenstränge vorhanden, welche desgleichen aus motorischen Zellen bestehen. Diese Stränge sind in der Vierzahl zu beiden Seiten jeder Seitenlinie angeordnet; sie sind aus motorischen Zellen des vierten Typus aufgebaut und eng mit dem Schlundring verbunden, da die Dendriten ihrer Zellen sich in letzterem verzweigen und in ihm endigen. Beim Männchen treten außerdem zu sämtlichen Seitenstämmen von hinten her einige sensible

Nervenfasern heran, welche sich vom Bursalnerv längs dem ganzen Körper erstrecken und im vorderen Rumpfgebiet durch Fasern örtlicher sensibler Zellen verstärkt werden.

Der Schlundring. In den Bestand des Schlundringes gehen folgende Nervenelemente ein: 1) motorische Zellen des ersten Typus mit ihren Dendriten, 2) motorische Zellen des zweiten Typus mit ihren Dendriten, 3) Endverzweigungen der Dendriten motorischer Zellen des dritten Typus, 4) Geflechte der Endverzweigungen der Dendriten motorischer Zellen des vierten Typus, 5) sensible Zellen erster Art, 6) sensible Zellen zweiter Art, 7) sensible netzförmige Geflechte (Kopfgeflecht), gebildet von den centralen Fortsätzen sensibler Zellen erster Art, welche innerhalb des Schlundringes und außerhalb desselben gelegen sind.

In dem Schlundring sind außerdem noch Zellen vorhanden, welche keiner der beschriebenen Arten sensibler und motorischer Zellen entsprechen, da sie kurze, nicht aus dem Bereich des Schlundringes heraustretende Fortsätze haben. Dieselben sind in beträchtlicher Zahl im ganzen Schlundringe zerstreut; ihre Form und Größe ist sehr mannigfaltig. Die meisten derselben stellen große bipolare Zellen dar, deren zwei kurze Fortsätze sich verzweigen, jedoch nicht aus dem Bereich des Schlundringes heraustreten. Unter diesen werden auch kleine, bisweilen in Gruppen angeordnete Zellen angetroffen, wobei die Gruppen von Zellen verschiedener Größe gebildet werden; ihre Fortsätze treten augenscheinlich auch nicht aus dem Bereich des Schlundringes heraus. Zwischenein werden auch unter diesen Zellen unipolare, mit kurzem, verzweigten Fortsatz angetroffen.

Die Nervenfortsätze der motorischen Zellen des Ringes verlaufen in der Mehrzahl in den Bauchstrang, infolgedessen letzterer bereits am Schlundring beträchtlich dick ist. In geringerer Zahl verlaufen die Fortsätze in den Rücken- und in die Seitenstränge. In allen Strängen strecken sich den Nervenfortsätzen der motorischen Zellen des Schlundringes die Fortsätze verschiedener motorischer, in den Strängen selber gelegenen Zellen entgegen und vermischen sich mit ihnen.

Motorische Endapparate. Das Bild der Innervation der Muskeln von seiten der motorischen Fasern stellt sich folgendermaßen dar. Von jeder Muskelzelle erstreckt sich zu einem der Nervenstränge (Bauch-, Rücken-, Seitenstrang, je nach dem Lagerungsort der Muskelzelle) ein langer und verhältnismäßig dünner Fortsatz, welcher von den meisten Forschern als ein sarcoplasmatischer Fortsatz ohne Myofibrillen angesehen wird. An dem betreffenden Strang beginnt der Muskelfortsatz sich stark zu verzweigen, zerfällt in feinste Ästchen, welche sich unter-

einander verflechten und um den Nervenstrang anordnen. Diese Muskelverzweigungen bilden ein dermaßen dichtes Netz um den Bauch- und Rückenstrang, daß diese auf dem Querschnitt gleichsam von einer dicken Hülle umgeben erscheinen. Diese Hülle besteht nun hauptsächlich aus Verzweigungen der Muskelfortsätze, doch mischen sich letzteren noch eine beträchtliche Anzahl von Stützfibrillen, welche der subcuticularen Schicht entstammen, bei. Das Stützfibrillennetz ist in einer dünnen Schicht unter dem Netz der Muskelverzweigungen angeordnet. Alles dieses bildet auf dem Querschnitt gleichsam eine dicke Hülle. Einige der Muskelverzweigungen ordnen sich jedoch nicht nur um den Strang an, sondern geben auch noch Ästchen ab, welche in den Strang selber eindringen und sich zwischen den Nervenfasern des letzteren verzweigen. Auf diese Weise sind sowohl um den Nervenstrang herum als auch in demselben zahlreiche äußerst feine Muskelverzweigungen eingelagert. Bei weitem nicht alle Muskelfortsätze endigen jedoch in unmittelbarer Nähe des Stranges. Einige derselben verzweigen sich und endigen in einer weiten Entfernung vom Strange, von welchem sie durch eine Schicht andrer Fortsätze geschieden sind. Viele Muskelfortsätze verlaufen unterhalb des Stranges und verzweigen sich weitab von ihm. Zwischenein finden sich auch Muskelfortsätze, welche zweien zu beiden Seiten des Nervenstranges gelegenenen Muskelzellen angehören. Beide Muskelzellen bilden in diesem Fall gleichsam einen Bogengang, dessen Bogen der beiden Zellen gemeinsame Forsatz darstellt; derselbe verläuft unterhalb des Stranges, verzweigt sich ohne mit demselben in Berührung zu treten, da er von demselben durch eine Schicht andrer Muskelfasern getrennt ist. Derartige bogenförmige Muskelfortsätze verlaufen in recht beträchtlicher Zahl sowohl unterhalb des Bauch- als auch des Rückenstranges, wobei viele derselben, welche zweien durch den Strang getrennten Zellen angehören, sich auf beträchtliche Strecken hinziehen. Sämtliche sarcoplasmatische Fortsätze, sowohl die verzweigten als besonders die unverzweigten, bilden zusammen gleichsam eine zweite Muskelschicht, deren Fasern nicht längs, sondern circulär verlaufen. Ungeachtet der herrschenden Ansicht, daß die Muskelfortsätze bloß Fortsätze des sarcoplasmatischen Sackes seien und keine Myofibrillen enthalten, ist es mir bei meinen Beobachtungen gelungen, Hinweise auf das Vorhandensein contractiler Fibrillen in ihnen zu finden, infolgedessen ich den Fortsätzen in ihrer Gesamtheit die Bedeutung einer zweiten, wenn auch unvollständigen Muskelschicht zuschreiben möchte.

Von den dicken Nervenfasern der Stämme, welche Fortsätze

motorischer, teils in den Strängen selber, teils in dem Schlundring und dem Analganglion gelegener Zellen darstellen, entspringen verschieden lange und dicke Nervenästchen, welche an ihren Enden die motorischen Apparate führen. Einige dieser Ästchen sind dermaßen kurz, daß sie nicht aus dem Bereich des Stranges austreten (Fig. 45, 49, 53, 55) und auf den Muskelverzweigungen endigen, welche in den Strang selber eindringen. Andre Ästchen erreichen die um den Strang angeordneten Muskelverzweigungen und endigen hier, indem sie sich gleichsam auf die Muskelverzweigungen stützen. Viele der Nervenästchen dringen in die Schicht der Muskelfortsätze, welche den Nervenstrang umgeben, ein und endigen, indem sie sich zwischen ihnen verzweigen, häufig weitab vom Strang (Fig. 56). Einige dieser Nervenästchen folgen den bogenförmigen Muskelfortsätzen, erreichen mit ihnen die Muskelzellen und endigen zwischen diesen in kleinen Plättchen, welche mehr oder weniger tief unter der Subcuticula gelegen sind. Die motorischen Fasern der Stränge sind häufig mit großen Höckern besetzt, wobei die Nervenästchen nicht von den Fasern, sondern von diesen Höckern zu drei, vier und mehr gemeinsam entspringen. Die Enden der Nervenfortsätze der motorischen Zellen verzweigen sich desgleichen in mehrere Ästchen von verschiedener Länge und Dicke, welche zu den Muskelfortsätzen verlaufen und auf denselben gleich den Seitenästchen endigen.

Die Endapparate selber, in denen die motorischen Fasern endigen, sind kleine, verschiedengestaltete Verbreiterungen, welche deutlich eine fibrilläre Struktur offenbaren (Fig. 56). Die Form und Größe dieser Verbreiterungen ist dermaßen mannigfaltig, daß sie nicht allgemein bestimmt werden können. Bald stellen sie kleine flache, ovale oder eckige Plättchen dar, welche den Muskelfortsätzen oder ihren Verzweigungen dicht anliegen. Bald erinnern sie ihrer Form nach an einen abgeschrägten Kolben, welcher an der Berührungsstelle mit dem Muskel sogar leicht schalenförmig eingedrückt ist. Von vielen größeren Endverbreiterungen entspringen feine Ästchen, welche desgleichen in kleineren Endverbreiterungen endigen. Häufig verzweigen sich die Endverzweigungen und bilden einen Büschel, dessen Ästchen in kleinen Plättchen endigen.

Sämtliche angeführte Befunde weisen darauf hin, daß für die Innervation der Muskeln durch die motorischen Nervenfasern bei *Ascaris* kein besonderes Prinzip festgestellt werden kann, welches sich scharf von dem allgemeinen Innervationsprinzip der Muskeln bei Würmern und andern Tieren unterscheiden würde. Wie bei andern Tieren, so sind auch hier motorische Endapparate vorhanden, welche

den Muskelfasern dicht anliegen und zwischen ihnen gelegen sind. Es sind auch hier verschieden dicke Nervenästchen vorhanden, welche sich zwischen den Muskeln verzweigen und diese Endapparate führen. Es sind hier schließlich auch Büschel von Nervenendapparaten vorhanden, welche an die motorischen Apparate der höheren Tiere erinnern.

Diese Nervenendapparate sind hauptsächlich im Gebiet der Nervenstämme und sogar in letzteren selber konzentriert, infolge der unbedeutenden Länge, welche die Mehrzahl der motorischen Nervenästchen aufweisen, so daß die Mehrzahl dieser Apparate hauptsächlich den Muskelfortsätzen, welche sich von überall zu den Nervensträngen erstrecken, zufällt. Es sind jedoch auch längere motorische Nervenästchen vorhanden, welche weitab von dem Strange, dem sie angehören, endigen. Infolgedessen kann nicht, wie es viele Autoren tun, der Schluß gezogen werden, daß bei *Ascaris* nicht die Nerven zu den Muskeln verlaufen, sondern die Muskeln zu den Nerven. Ebenso hat auch Rohde nicht recht, wenn er annimmt, daß die Muskelfortsätze mit ihren Verzweigungen mit der Substanz der Nervenfasern der Stränge verschmelzen. Die hinsichtlich der Erforschung der Endapparate erprobte Methylenblaumethode offenbart zweifellos dieselben auch zwischen den Muskeln von *Ascaris*; kaum eine andre Methode ist wohl imstande in diesem Gebiet mit ihr zu konkurrieren. Noch paradoxer erscheint die Ansicht von Apáthy, welcher angibt, daß von den Fasern der Nervenstränge Neurofibrillenbündel (Primitivfibrillenbündel) abgehen, welche in die Enden der Muskelfortsätze eindringen, in diesen auseinander ziehen und diejenigen Abschnitte der Muskelzellen erreichen, welche die contractilen Fibrillen enthalten. Hier verzweigen sich die Neurofibrillen und innervieren auf diese Weise die contractile Substanz der Muskelzelle. Aus der Subcuticula dringen außerdem in die Muskelzelle Neurofibrillen andrer Art (sensible) ein, welche längs dem Muskelfortsatz den Nervenstrang erreichen. Diese Ansicht Apáthys wird jedoch weder durch andre Methoden noch an andern Objekten bestätigt. Die Frage über das Eindringen der Neurofibrillen in die Muskelzelle hat überhaupt keinen sicheren Boden feststehender Tatsachen unter sich und steht im Widerspruch zu einer großen Beobachtungsreihe an motorischen Endapparaten sowohl bei höheren als auch bei niedrigen Tieren. Was *Ascaris* anbetrifft, so offenbart sich bei ihm der Zusammenhang der Nervenfasern mit den Muskelzellen nicht dort, wo Rohde, Hesse und Apáthy sich bemühten, ihn zu sehen, und weist einen andern Charakter auf, als ihm diese Autoren beizulegen sich bemühten; dieser Zusammenhang entspricht vollkommen dem Bild der Muskelinnervation von seiten

motorischer Nervenfasern bei höheren Tieren. Bei *Ascaris* verlaufen so wie bei andern Tieren nicht die Muskeln zu den Nerven, sondern es sind auch hier motorische Nervenfasern vorhanden, welche sich zwischen den Muskeln verzweigen, eine gewisse, bisweilen beträchtliche Länge erreichen und in motorischen Endapparaten endigen, welche den Muskeln aufliegen. Von einem Eindringen der motorischen Nervenfibrillen in die Muskelzellen, wie es wenigstens Apáthy gemeint hat, kann nicht die Rede sein, da Endapparate vorhanden sind. Unwahrscheinlich erscheint auch das Eindringen der sensiblen Neurofibrillen aus der Subcuticula in die Muskelzellen, wie es Apáthy annimmt. Die sensiblen, in der Subcuticula gelegenen Nervenzellen geben Fortsätze ab, welche desgleichen in verschiedenen Endapparaten, die teilweise in der Subcuticula, teilweise auf den Muskelzellen gelegen sind, teilweise (in Form von Endgeflechten) in die Centralorgane des Nervensystems (das Analganglion, die Stränge, den Schlundring) eindringen. Die den Tatsachen nicht entsprechende Ansicht Apáthys in dieser Frage ist durch die Unvollkommenheit der angewandten Methode bedingt.

Wird nun das oben hinsichtlich der motorischen Zellen bei *Ascaris* Mitgeteilte zusammengefaßt, so können dieselben folgendermaßen charakterisiert werden:

1) Sie stellen große bi- oder tripolare Zellen dar, welche einerseits mit den sensiblen Nervengeflechten (vermittels der Dendritenverzweigungen), anderseits mit den Muskelzellen (vermittels der Verzweigungen des Nervenfortsatzes) zusammenhängen.

2) Die Dendritenverzweigungen endigen bald in keulenförmigen Anschwellungen, welche von den Ästchen der sensiblen Geflechte umsponnen werden, bald in feinsten Verzweigungen, welche sich sowohl untereinander als auch mit den sensiblen Geflechten verflechten.

3) Der Nervenfortsatz endigt in mehreren Ästchen, welche auf den Muskeln gelegene Endapparate tragen. Auf seiner ganzen Länge ist der Nervenfortsatz mit verschieden langen Seitenästchen besetzt, welche sich verzweigen und auf den Muskeln in Endapparaten endigen.

4) Die Seitenästchen, welche die auf den Muskeln gelegenen Endapparate tragen, sind an einigen motorischen Zellen, sowohl an dem Nervenfortsatz als auch auf den Dendriten, angefangen von der Zelle bis zu deren Endverzweigungen, vorhanden.

5) In den motorischen Zellen ist ein recht dichtes Neurofibrillennetz vorhanden, welches um den Kern herum etwas dichter ist als an der Zellperipherie. Ein Neurofibrillennetz wird auch in den keulenförmigen

Endverbreiterungen der Dendriten und in den auf den Muskeln gelegenen Endapparaten beobachtet.

6) Die Zahl und der Charakter der Fortsätze der motorischen Zellen gestattet es, vier Haupttypen dieser Zellen aufzustellen.

7) Die motorischen Zellen sind im Analganglion, im Schlundringe, im Bauch-, Rücken- und in den Seitennervensträngen gelegen.

Schlußbetrachtungen.

Obgleich die Elemente des Nervensystems von *Ascaris* und ihre gegenseitigen Wechselbeziehungen bei weitem nicht die Vollkommenheit der Formen und die Differenzierung aufweisen, welche den Elementen des Nervensystems der höheren Tiere eigen ist, so offenbaren sich nichtsdestoweniger auch in dem Bau des Nervensystems von *Ascaris* Kennzeichen und charakteristische Eigenheiten, welche auf irgend eine Weise in Zusammenhang mit einigen Thesen der Allgemeinlehre über das Nervensystem gestellt werden können.

In der gegenwärtigen Forschung des Nervensystems können zwei Richtungen erkannt werden: eine ältere Zelltheorie, welche in den Nervenzellen die physiologischen und anatomischen Elemente des Nervensystems sieht, und eine neuere Netztheorie, welche für die Stätten der specifischen Nerventätigkeit nicht die Zellen, sondern die Nervennetze hält. Die erstere hat die »Neuronentheorie« hinter sich, deren genialer Verfechter der Entdecker der neuesten universalen Methode Ramon y Cajal ist. Die zweite Richtung nimmt ihren Anfang von den ersten Untersuchungen Apáthys über die Neurofibrillen, dessen Ideen darauf von Bethe und andern Forschern erfaßt und weiter entwickelt wurden. Beide Richtungen sind einander entgegengesetzt, da die zweite die Neuronentheorie zu zerstören strebt, indem sie sich bemüht, ihr die anatomische und physiologische Grundlage zu entziehen, während die erstere bestrebt ist, die Neuronentheorie in ihrem Rechte zu erhalten.

Einige der Hauptfragen, um deren Lösung sich hauptsächlich die Mehrzahl der Forschungen bemühen, sind: 1) die Frage über die Anordnung der Neurofibrillen in der Zelle, 2) die Frage über den Zusammenhang der Nervenzellen miteinander.

Sowohl vom Standpunkt der Neuronentheorie als auch ihrer Gegner hat die Entscheidung dieser speziellen Fragen einen sehr großen Wert für die Lehre über das Nervensystem.

Da die Gegner der Neuronentheorie die Behauptung aufgestellt haben, daß der kernhaltige Teil der Nervenzelle (der Körper der Nerven-

zelle) nicht das Centrum der specifischen Tätigkeit sei, sondern daß sich diese in den außerhalb der Zellen (bei höheren Tieren) angeordneten Nervennetzen konzentrieren, so erhält die Frage über die Anordnung der Neurofibrillen in dem Zellkörper eine wichtige Bedeutung und wird dermaßen formuliert: verschmelzen die Neurofibrillen in dem Zellkörper miteinander und bilden sie ein organisches, wahres Netz, oder aber verlaufen sie bloß durch den Körper der Nervenzelle, ohne miteinander zu verschmelzen und behalten somit ihre Individualität bei? Enthält die Zelle ein wahres Neurofibrillennetz, so ist augenscheinlich kein Grund vorhanden, den Netzen außerhalb der Zelle eine specifische Tätigkeit zuzuschreiben, womit eine gegen die Neuronentheorie gerichtete Behauptung zusammenfällt. Wenn jedoch die Neurofibrillen bloß die Nervenzelle durchlaufen, so stellt letztere ein Organ dar, welches wie der Achsencylinder die Neurofibrillen leitet, während als Centra der specifischen Tätigkeit die komplizierteren Neurofibrillenapparate, wie z. B. die außerhalb der Zelle angeordneten Netze, sich darstellen. Die Entscheidung dieser Frage hat für die Neuronentheorie nur insofern Bedeutung, als den Neurofibrillen ausschließlich die Rolle von Leitungsbahnen und Trägern der specifischen Funktion zugeschrieben wird, in welcher Frage jedoch die Meinungen noch stark auseinander gehen. Auf die Entscheidung der Frage über die intra- und extracellulären Netze waren nichtsdestoweniger sämtliche Bemühungen der Forscher gerichtet. Da jedoch der Mittelpunkt der Frage auf die Neurofibrillen übertragen worden ist, so ist es nicht auffallend, daß in kurzer Zeit mehr als zehn neue Methoden der Neurofibrillenfärbung entstanden, wie die Methode von RAMON Y CAJAL, DONNAGIO, S. MEYER, LUGARO, ROSSI, APÁTHY, BETHE, BIELSCHOWSKY, JORIS u. a. Alle diese Methoden geben den tatsächlichen Boden für diese oder jene Ansicht über die Anordnung der Neurofibrillen in der Nervenzelle ab. In Berücksichtigung der großen Zahl dieser Methoden ist es daher nicht wunderbar, daß die Ansichten der Forscher sich desgleichen durch ihre Mannigfaltigkeit auszeichnen.

RAMON Y CAJAL erkennt die intracellulären, wahren Netze bei höheren und niederen Tieren an und leugnet das Vorhandensein extracellulärer Netze, welche er als Geflechte feinster Nervenästchen, jedoch nicht als wahre Netze anerkennen will. Das »GOLGI-Netz« im speziellen, welches in den Anschauungen mancher Forscher (BETHE u. a.) eine große Bedeutung hat, hält er für ein Kunstprodukt.

Die glänzende Methode RAMON Y CAJALS, sowie seine glänzenden Ideen verschafften ihm eine große Anzahl gleichgesinnter Anhänger,

unter denen bedeutende Namen, wie LENHOSSÉK, VAN GEHUCHTEN, MARINESCO, RETZIUS, SCHIEFFERDECKER, HELD, MICHOTTE u. a., angetroffen werden. Die Anhänger von RAMON Y CAJAL stellen die »durchlaufenden« Neurofibrillen in der Nervenzelle in Abrede. Gleicher Ansicht sind auch: LUGARO, ROSSI, SCHAFFER, welche andre Methoden anwandten.

DONNAGIO erkennt gleichfalls das Vorhandensein intracellulärer Netze an, obgleich er auch die Existenz durchlaufender Fibrillen nicht in Abrede stellt.

Die Methoden von RAMON Y CAJAL und DONNAGIO wurden jedoch von seiten einiger Forscher (NISSL, BETHE, EMBDEN, SÄDERHOLM u. a.) einer Kritik unterzogen, wobei angeführt wurde, daß vermittels dieser Methoden die Neurofibrillen miteinander verkleben, infolgedessen künstliche Netze entstünden.

BETHE läßt die intracellulären Netze bei wirbellosen Tieren zu, bei der Mehrzahl der Nervenzellen der Wirbeltiere erkennt er nur durchlaufende Fasern an.

Im allgemeinen derselben Meinung sind NISSL, SÄDERHOLM, VOGT, EMBDEN, ECONOMO u. a.

WOLFF leugnet die intracellulären Netze selbst bei Wirbellosen.

BIELSCHOWSKY, JORIS u. a. lassen eine Mannigfaltigkeit in der Anordnung der Neurofibrillen in den Zellen zu. Ihrer Ansicht nach gibt es sowohl Zellen mit intracellulären Netzen, als auch mit durchlaufenden Fibrillen sowie Mischformen usw.

Nicht weniger verschieden sind auch die Ansichten der Forscher über die zweite wichtige Frage, über den Zusammenhang der Zellen untereinander. RAMON Y CAJAL läßt einen Übergang von Neurofibrillen aus einer Zelle in die andre nicht zu und erkennt bloß den Kontakt als die einzige Art des Zusammenhanges der Zellen untereinander an. Derselben Ansicht sind KÖLLIKER, RETZIUS, VAN GEHUCHTEN, LENHOSSÉK und die Mehrzahl der Anhänger der Neuronentheorie.

Viele Forscher jedoch erkennen einen Kontakt zwischen den Verzweigungen des Achsencylinders einer Zelle und dem Körper einer andern an, geben dabei aber den Übergang von Neurofibrillen aus den Dendriten einer Zelle in diejenigen einer andern zu. Eine derartige Verbindung der Dendriten beobachteten A. DOGIEL, JORIS, EMBDEN, S. MEYER, CARRIÈRE, VOGT, GREFF u. a.

Anhänger eines Überganges der Neurofibrillen aus einer Zelle in die andre sind: APÁTHY, BETHE, NISSL, HELD, WOLFF, SCHAFFER, DONNAGIO u. a. Die einen dieser Forscher erkennen einen unmittelbaren

Übergang der Neurofibrillen aus den Verzweigungen des Achsencylinders in den Körper einer andern Nervenzelle an, nach der Ansicht andrer erfolgt dieser Übergang durch Vermittlung verschiedener Netze, wie »Elementargitter« (APÁTHY), »GOLGI-Netz« (BETHE), »GRAU« und »GOLGI-Netz« (NISSL) usw.

SCHIEFFERDECKER, ein überzeugter Anhänger der Neuronentheorie und der Methode von RAMON Y CAJAL erkennt einen unmittelbaren Übergang der Neurofibrillen und eine syncytiale Verbindung der Nervenzellen bei niederen Tieren an. Mit der Differenzierung der Elemente des Nervensystems bei höheren Tieren wird die Verbindung »per continuitatem«, durch eine Verbindung »per contiguitatem« ersetzt.

Eine derartige Mannigfaltigkeit der Ansichten über Grundfragen, welche mit der Neuronentheorie und der Lehre über die Neurofibrillen zusammenhängen, bezeugen nur die Unvollständigkeit der Untersuchungen, welche bei weitem noch nicht als beendet angesehen werden können.

Das Tatsachenmaterial, wie es in den einzelnen Kapiteln vorliegender Arbeit dargestellt worden ist, gestattet es mit größerer oder geringerer Wahrscheinlichkeit, die charakteristischen Merkmale und Eigenheiten des Baues der Elemente des Nervensystems von *Ascaris* und ihre gegenseitigen Beziehungen festzustellen.

Werden einige Zellen des Schlundringes (mit kurzen, nicht aus dem Bereich des Schlundringes heraustretenden Fortsätzen), deren Zugehörigkeit zu Nervenzellen und deren Zusammenhang mit andern Nervenzellen ich nicht habe feststellen können, beiseite gelassen, so können sämtliche übrigen Elemente des Nervensystems von *Ascaris* mit Berechtigung und sehr bequem in zwei Hauptkategorien verteilt werden: 1) sensible Zellen und 2) motorische Zellen. Das Grundkennzeichen der ersteren stellt die Anwesenheit eines peripherischen Fortsatzes dar, welcher an der Bildung der subcuticularen und daher zweifellos sensiblen Endapparate teilnimmt; das Kennzeichen der zweiten ist ihr Zusammenhang mit sensiblen Zellen einerseits und mit Muskelzellen anderseits. Dem Charakter ihrer Fortsätze nach können die sensiblen Zellen in zwei Arten getrennt werden, die motorischen in vier Typen.

Die sensiblen Zellen erster Art sind miteinander verbunden: 1) vermittels ihrer kurzen Fortsätze, längs denen die Neurofibrillen einer Zelle in den Körper einer andern übergehen; 2) vermittels ihrer centralen Fortsätze, welche, indem sie zueinander verlaufen, in feinste Ästchen sich verzweigen, miteinander verschmelzen und dichte,

netzförmige Geflechte bilden, welche dem »Neuropil« entsprechen. Die erste Verbindung ist nicht konstant.

Die sensiblen Zellen zweiter Art sind untereinander vermittels ihrer kurzen, stark verzweigten, dicht miteinander verflochtenen Dendriten verbunden. Im Fall daß eine derartige sensible Zelle zweiter Art weit von andern gleichartigen Zellen liegt, entspringt von ihr ein langer Dendritenfortsatz, welcher die nächst gelegenen sensiblen Zellen zweiter Art erreicht, sich verzweigt und mit deren Dendriten verflicht.

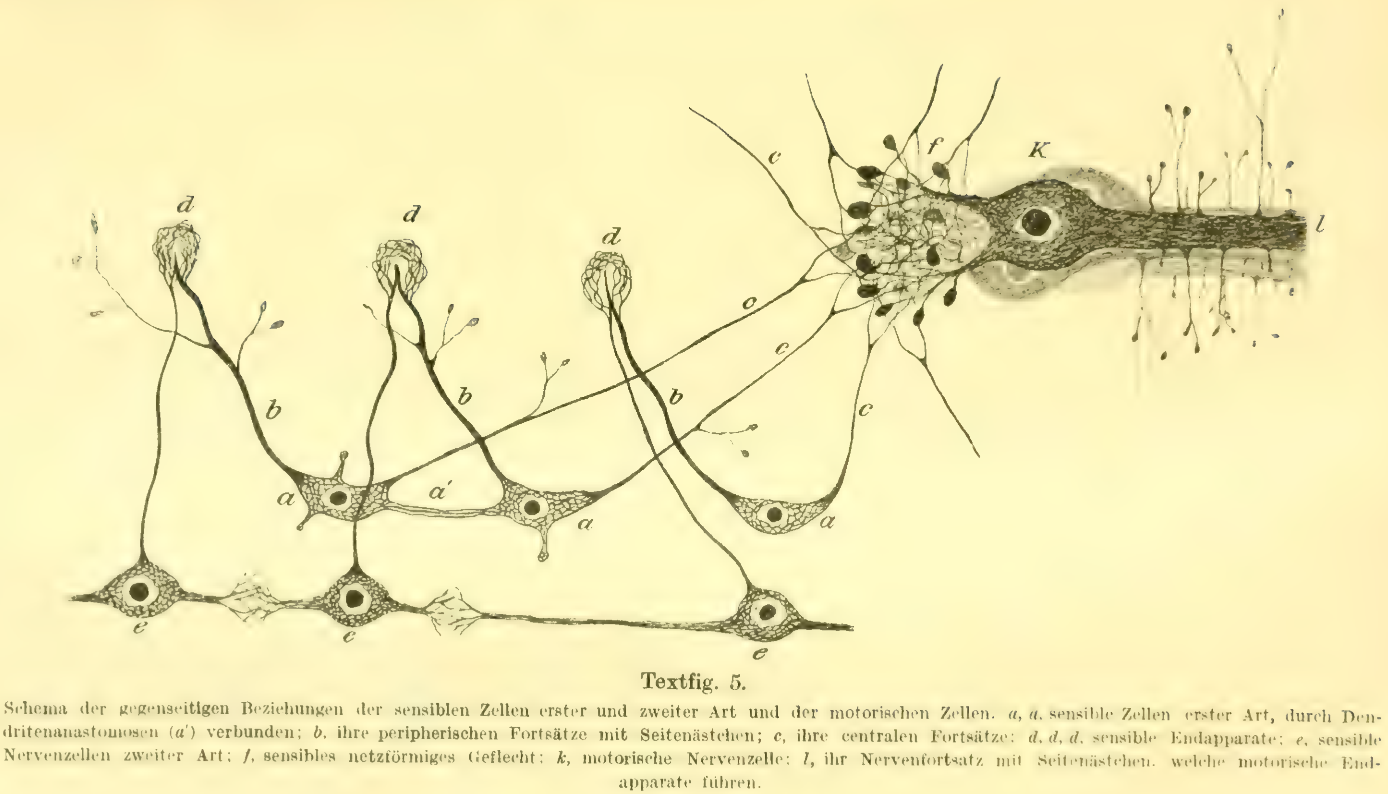
Die sensiblen Zellen erster und zweiter Art sind aufs engste miteinander verbunden in den sensiblen Endapparaten: 1) sie beteiligen sich mit ihren Fibrillen an der Bildung des dünnen Nervenstiftes der Papille; 2) sie bilden dichte Netze feinster Nervenästchen, welche miteinander verschmelzen und die Hauptmasse der Papille darstellen.

Die motorischen Zellen sind nur in dem Falle mehr oder weniger eng miteinander verbunden, wenn sie stark verzweigte Dendriten besitzen, welche Geflechte bilden (motorische Zellen des vierten Typus).

Der Zusammenhang der motorischen Zellen mit den sensiblen erster Art besteht darin, daß die sensiblen, netzförmigen Geflechte, welche von den Verzweigungen der centralen Fortsätze der sensiblen Zellen erster Art gebildet werden, die Dendritenverzweigungen der motorischen Zellen, welche in keulenförmigen Anschwellungen endigen, umflechten. Die motorischen Zellen des vierten Typus, deren Dendriten keine keulenförmigen Anschwellungen aufweisen, sondern mit ihren Verzweigungen Geflechte bilden, verflechten sich vermittels der letzteren mit den sensiblen netzförmigen Geflechten.

Derartige Wechselbeziehungen der Nervenzellen zueinander werden in allen Abschnitten des Nervensystems von *Ascaris* beobachtet, besonders deutlich sind sie jedoch im Schwanze des Männchens. Die beigelegten Schemata (Fig. 5, 6, 7), welche auf den Präparaten Nr. 38 bis 48 u. a. begründet sind, sollen das oben Mitgeteilte illustrieren.

Zwischen den sensiblen Zellen erster Art und den motorischen ist somit augenscheinlich eine Kontaktverbindung vorhanden, da die Ästchen des sensiblen Geflechts (des Neuropils) die keulenförmigen Anschwellungen der motorischen Zellen bloß umflechten. Eine engere, organische Verbindung mit einem Übergang von Fibrillen ist zwischen den sensiblen Zellen erster Art (vermittels der Dendritenanastomosen und im Neuropil) sowie zwischen den sensiblen Zellen erster und zweiter Art in den Endapparaten vorhanden. Die Dendritenverbindung der

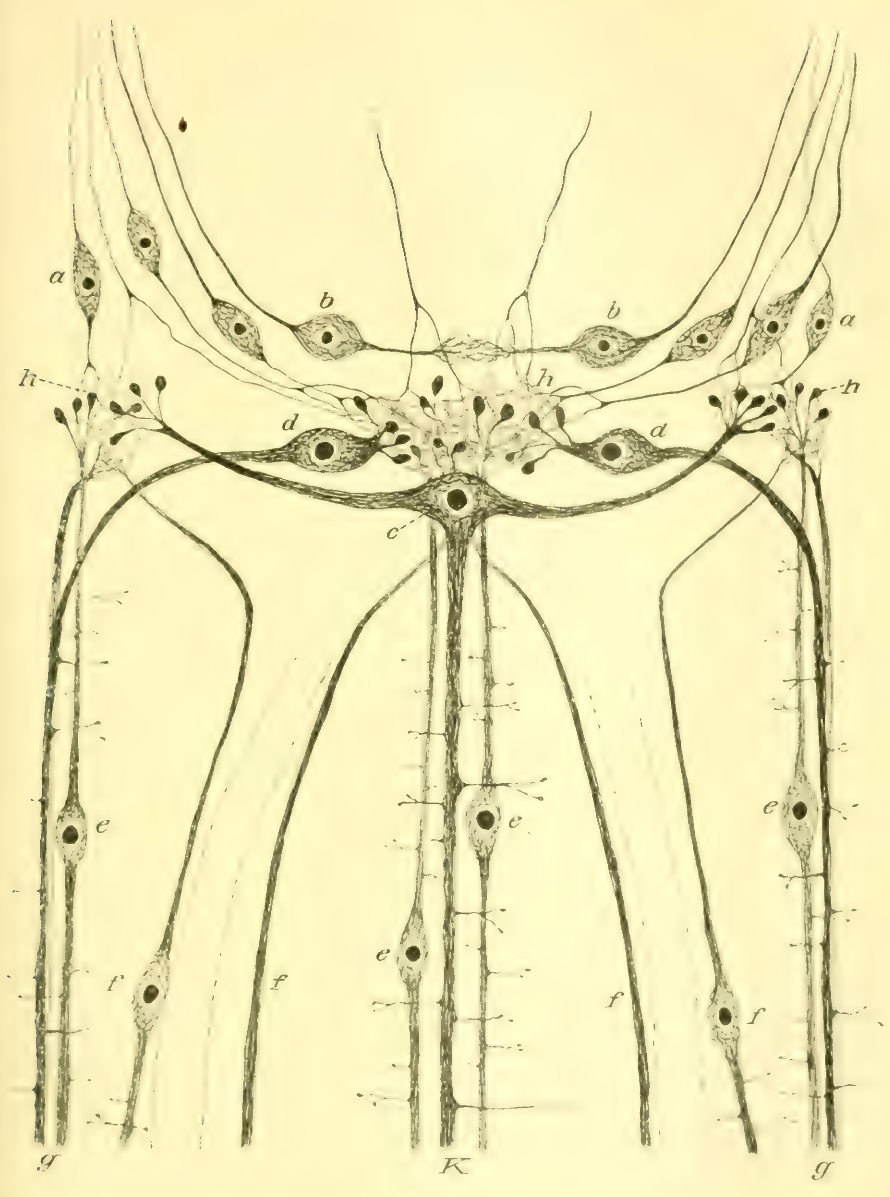


Textfig. 5.

Schema der gegenseitigen Beziehungen der sensiblen Zellen erster und zweiter Art und der motorischen Zellen. *a*, *a*, sensible Zellen erster Art, durch Dendritenanastomosen (*a'*) verbunden; *b*, ihre peripherischen Fortsätze mit Seitenästchen; *c*, ihre centralen Fortsätze; *d*, *d*, *d*, sensible Endapparate; *e*, sensible Nervenzellen zweiter Art; *f*, sensibles netzförmiges Geflecht; *k*, motorische Nervenzelle; *l*, ihr Nervenfortsatz mit Seitenästchen, welche motorische Endapparate führen.

Textfig. 6.

Schema der gegenseitigen Wechselbeziehungen der Nervenzellen im Schwanze des *Ascaris*-Männchens (Durchschnitt durch den Rückenstrang). *a, a,* sensible Zellen erster Art; *b, b,* sensible Zellen zweiter Art; *c,* Analgeflecht; *d,* motorische Zellen des Analganglions; *e,* Bauchgeflecht; *f,* Anus; *g,* sensible Endapparate; *h,* motorische Endapparate.



Textfig. 7.

Schema der Beziehung der Nervenzellen zueinander im Schlundringe (Durchschnitt durch den Rückenstrang). *a, a*, sensible Zellen erster Art; *b*, sensible Zellen zweiter Art; *c*, motorische Zellen des zweiten Typus; *d, d*, motorische Zellen des ersten Typus; *e*, motorische Zellen des dritten Typus; *f*, motorische Zellen des vierten Typus aus dem Seitenstrang; *g*, Rückenstrang; *h.h*, sensibles, die Dendriten der motorischen Zellen umflechtendes Geflecht; *k*, Bauchstrang.

sensiblen Zellen zweiter Art ist augenscheinlich auch eine Kontaktverbindung.

Welche Bedeutung die Verbindung zwischen den sensiblen Zellen erster Art und den motorischen Zellen hat, ist mehr oder weniger klar: sie ist bedingt durch die Notwendigkeit der Übergabe der an der Peripherie entstehenden Nervenreizung an Zellen, welche Apparate auf den Muskeln besitzen, aber ihre Verbindung mit der Peripherie verloren haben. Welcher Sinn jedoch in der Verbindung der sensiblen Zellen beider Arten in den sensiblen Endapparaten, sowie in der Verbindung dieser Zellen untereinander liegt, ist schwer festzustellen. Es ist nur augenscheinlich, daß durch diese Verbindungen geschlossene Ketten gebildet werden, welche 1) einerseits sensible Endapparate, 2) anderseits sensible netzförmige Geflechte (Neuropil) einschließen. Sehr wahrscheinlich ist, daß infolge derartig geschlossener Ketten ein fast gleichzeitiges Auftreten der Nervenreizung in sämtlichen, im Neuropil zusammentretenden Fasern in dem Falle erreicht wird, wenn auch nur ein sensibler Nervenapparat an der Peripherie gereizt war. Das Auftreten von allseitigen Nervenreizungen im Neuropil kann eine raschere Übergabe derselben an sämtliche mit dem Neuropil verbundene motorische Zellen bedingen, was im Resultat eine Verstärkung des Effektes einer Reizung eines oder einiger weniger sensibler Endapparate bewirken muß. — Es ist selbstverständlich, daß das soeben Mitgeteilte bloß meine Annahme ist, welche auf dem rein morphologischen Befund der Beziehung der Nervenelemente zueinander begründet ist.

Als eine weitere, aus meinen Beobachtungen hervorgehende Idee könnte noch die angeführt werden, daß auch in denjenigen sensiblen Endapparaten der höheren Tiere, wie den Vater-Pacinischen Körperchen und andern, an deren Bildung Fasern zweier Arten, von denen die eine für eine sensible, die andre von einigen Forschern für eine sympathische gehalten wird, teilnehmen, möglicherweise eine Andeutung an das Vorhandensein von Ketten sensibler Fasern, wie ich sie beobachtet habe, auch bei höheren Tieren zu erkennen ist. In diesem Falle müßte die zweite Nervenfaser dieser Apparate desgleichen für eine sensible gehalten werden.

Hinsichtlich der sensiblen Zellen von *Ascaris* ist noch eine Eigenheit derselben zu erwähnen, welche mit dem sog. Gesetz der dynamischen Polarisation zusammenhängt, wie es von Van Gehuchten und Ramon y Cajal entwickelt worden ist, und laut welchem die Nervenerregung in den Dendriten cellulipetal, in dem Nervenfortsatz dagegen

cellulifugal, nach der letzten Formulierung von RAMON Y CAJAL axopetal und dendropetal verläuft. Die Befunde an den sensiblen Zellen erster Art ergeben die gewöhnlichen Widersprüche gegen dieses Gesetz, besonders jedoch der Ursprung von Seitenästchen von dem centralen Fortsatz, welche in sensiblen Endapparaten endigen (Fig. 21) usw. — Einen größeren Widerspruch gegen das Gesetz ergeben die sensiblen Zellen zweiter Art. Ihr Nervenfortsatz endigt in einem sensiblen Endapparat. Von dem Endapparat kann die Erregung in dem Fortsatz augenscheinlich nur dendropetal, d. h. entgegen dem Gesetz der dynamischen Polarisation, verlaufen. Da jedoch hier eine geschlossene Kette vorhanden ist, so kann aller Wahrscheinlichkeit nach die Erregung in diesem Fortsatze auch eine entgegengesetzte Richtung annehmen, wenn sie durch die Dendriten der benachbarten sensiblen Zelle zweiter Art überliefert wird.

Dem Gesetz der dynamischen Polarisation widerspricht auch der Bau der motorischen Zellen des dritten Typus, deren Dendriten mit keulenförmigen Anschwellungen in den sensiblen Geflechten endigen und in ihren übrigen Abschnitten Seitenästchen führen, welche in Apparaten auf den Muskeln endigen, die vollkommen den motorischen Apparaten des Nervenfortsatzes entsprechen. Die Nervenerregung kann augenscheinlich in diesem Fall eine zweifache Richtung einschlagen — zur Zelle und von der Zelle.

Was den fibrillären Bau anbetrifft, so weisen die motorischen Zellen sämtlicher Typen sowie die sensiblen Zellen des zweiten Typus in ihrem Körper ein wahres intracelluläres Neurofibrillennetz auf, welches teilweise auch in die Fortsätze übergeht. In den Fortsätzen werden lange Neurofibrillen beobachtet, welche bald einander parallel verlaufen, bald sich miteinander verflechten.

Ein Neurofibrillennetz wird ferner beobachtet: 1) in den keulenförmigen Endanschwellungen der Dendriten motorischer Zellen, 2) in den motorischen Endigungen, 3) in den keulenförmigen Höckern der sensiblen Zellen zweiter Art und 4) in den Endplättchen der Seitenästchen des peripherischen Fortsatzes der sensiblen Zellen erster Art.

Die sensiblen Zellen zweiter Art haben in ihrem Körper sowohl ein intracelluläres Netz als auch durchlaufende Neurofibrillen (Fig. 26, 40).

Vom Standpunkt der Neuronentheorie gestatten die oben angeführten Merkmale der Organisation des Nervensystems von *Ascaris* wenigstens hinsichtlich der niederen Tiere folgende Schlüsse: 1) es sind intracelluläre Netze vorhanden; 2) eine Kontaktverbindung wird an

einigen Nervenzellen beobachtet, doch stellt sie nicht die einzige Verbindungsweise der Nervenzellen dar; 3) Neurofibrillen können aus einer Zelle in die andre übergehen; 4) einige, ihrer Funktion nach nahestehende Zellen können Kolonien aus organisch und unmittelbar untereinander verbundenen Zellen bilden (eine Ansicht, die bereits von ARNSTEIN ausgesprochen und von A. DOGIEL weiter entwickelt worden ist); 5) gleichzeitig mit intracellulären Netzen sind in einigen Zellen auch »durchlaufende« Fibrillen vorhanden und 6) so wie jede Zelle eines beliebigen Gewebes, ungeachtet einer häufig zu beobachtenden innigen Verbindung mit benachbarten Zellen (Intercellularbrücken u. a.) ein Gewebselement darstellt, so ist auch die Nervenzelle, unabhängig von ihrer Form, ihrer Verbindung mit andern Nervenzellen, ein wahres Element des Nervensystems.

St. Petersburg, Juni 1907.

Literatur.

1. ST. APÁTHY, Über die Muskelfaser von Ascaris nebst Bemerkungen über die von Lumbricus und Hirudo. Zeitschr. wiss. Mikroskopie Bd. X. 1893.
2. — Das leitende Element in der Muskelfaser von Ascaris. Arch mikr. Anat. Bd. XIII. 1894.
3. — Das leitende Element des Nervensystems. Mitteil. Zool. Station Neapel. Bd. XII. 1897.
4. — Bemerkungen zu GARBOWSKYS Darstellung meiner Lehre von den leitenden Nervenelementen. Biol. Centralbl. Bd. XVIII. 1898.
5. A. BETHE, Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. Leipzig 1903.
6. — Über die Neurofibrillen in den Ganglienzellen von Wirbeltieren und ihre Beziehungen zu dem GOLGI-Netz. Arch. mikr. Anat. Bd. LV. 1900.
7. S. BRANDES, Über das Nervensystem von Ascaris megalocephala. Ber. naturf. Ges. Halle 1892.
8. O. BÜTSCHLI, Beiträge zur Kenntnis des Nervensystems der Nematoden. Arch. mikr. Anat. Bd. X. 1874.
9. — Zur Herleitung des Nervensystems der Nematoden. GEGENBAURS morph. Jahrb. Bd. X. 1885.
10. RAMON Y CAJAL, S. Consideraciones criticas sobre la teoria di A. BETHE acerca de la estructura y conexiones de las cellulas nerviosas. Trabajos del Labor. de investig. biol. de la Universidad de Madrid. T. II. 1903.
11. — Neuroglia y neurofibrillas del Lumbricus. Ibid. T. III.
12. — Variaciones morfologicas del reticulo nervoso de invertebrados y vertebrados, sometidos a la accion de condiciones naturales. Ibid. T. III.

13. N. Cobb, Beiträge zur Anatomie und Ontogenie der Nematoden. Jen. Zeit. Naturw. Bd. XXIII. 1889.
14. A. Dogiel, Über die Nervenendigungen in den Grandryschen und Herbstschen Körperchen im Zusammenhang mit der Frage der Neuronentheorie. Anat. Anz. Bd. XXV. 1904.
15. — Der fibrilläre Bau der Nervenendapparate in der Haut des Menschen und der Säugetiere und die Neuronentheorie. Ibid. Bd. XXVI. 1905.
16. T. Garbowsky, Apáthys Lehre von den leitenden Nervenelementen. Biolog. Centralbl. Bd. XVIII. 1898.
17. R. Goldschmidt, Histologische Untersuchungen an Nematoden. I. Die Sinnesorgane von Ascaris lumbricoides und Ascaris megalocephala. Zool. Jahrb. (Abt. Anat.) Bd. XVIII. 1903.
18. — Über die sog. radiärgestreiften Ganglienzellen von Ascaris. Biol. Centralbl. Bd. XXIV. 1904.
19. — Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebezellen. Zool. Jahrb. (Abt. Anat.). Bd. XXI. 1905.
20. R. Hesse, Über das Nervensystem von Ascaris megalocephala. Diese Zeitschr. Bd. LIV. 1892.
21. L. Jägerskiöld, Weitere Beiträge zur Kenntnis der Nematoden. Svensk. Vetensk. Akad. Handl. Bd. XXXV. 1901.
22. — Beiträge zur Kenntnis der Nematoden. Zool. Jahrb. (Anat.) Bd. VII. 1894.
23. L. Jammes, Contribution à l'étude de la couche souscouticulaire des Nematodes et particulièrement de genre Ascaris. Ann. Sc. No. 7. 1892.
24. H. Joris, Nouvelles recherches sur les raports anatomiques des neurones. Mémoir. Acad. Méd. Belgique. 1903.
25. Joseph, Bemerkungen über Muskulatur, Excretionsorgane und peripherisches Nervensystem von Ascaris megalocephala. Zool. Anz. Bd. V. 1882.
26. W. Kolmer, Zur Kenntnis des Verhaltens der Neurofibrillen an der Peripherie. Anat. Anz. Bd. XXVI. 1905.
27. — Über das Verhalten der Neurofibrillen an der Peripherie. Anat. Anz. Bd. XXVI. 1905.
28. R. Leuckart, Die menschlichen Parasiten. Bd. II. 1876.
29. Marinesco, Nouvelles recherches sur les neurofibrilles. Revue neurologique. No. 15. 1904.
30. Nissl, Die Neuronenlehre und ihre Anhänger. Jena 1903.
31. G. Retzius, Zur Kenntnis des centralen Nervensystems der Würmer. Biol. Untersuchungen. Bd. II. 1891.
32. — Das sensible Nervensystem der Polychäten. Ibid. Bd. IV. 1892.
33. — Zur Kenntnis des Gehirnganglions und des sensiblen Nervensystems der Polychäten. Ibid. Bd. VII. 1895.
34. — Über die neuen Prinzipien in der Lehre von der Einrichtung des sensiblen Nervensystems. Ibid. Bd. IV. 1892.
35. — Zur Kenntnis des sensiblen und sensorischen Nervensystems der Würmer und Mollusken. Ibid. Bd. IX. 1900.
36. — Das Nervensystem der Lumbricinen. Ibid. Bd. III. 1892.
37. — Punktsubstanz, »Nervöses Grau« und Neuronenlehre. Ibid. Bd. XII. 1905.

38. E. Rohde, Beiträge zur Kenntnis der Anatomie der Nematoden. Zool. Beiträge. Bd. I.
39. — Muskel und Nerven. I. Ascaris. Zool. Beiträge. Bd. III. 1892.
40. — Apáthy als Reformator der Muskel- und Nervenlehre. Zool. Anzeiger. Bd. XVII. 1894.
41. A. Schneider, Monographie der Nematoden. Berlin 1866.
42. P. Schiefferdecker, Neurone und Neuronenbahnen. Leipzig 1906.
43. Van Gehuchten, L'état actuel de la doctrine des neurones.
44. M. Wolff, Über außerembryonale nervöse Elemente. Anat. Anz. Bd. XXVI. 1905.
45. — Neue Beiträge zur Kenntnis des Neurons. Biol. Centralbl. Bd. XXV. 1905.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XII.

Fig. 1. Sensibler Endapparat aus dem Schwanze von *Ascaris* ♂. *a*, Faser erster Art; *b*, Faser zweiter Art; *c*, Netz der Verzweigungen beider Fasern; *d*, Nervenstift, gebildet von den Enden beider Fasern. Leitz, homog. Immers. 1/12; Oc. 4.

Fig. 2. Eine Faser zweiter Art, welche in einem sensiblen Endapparat ein dichtes Netz feinster Nervenästchen (*b*) bildet und in einem Stift (*c*) endigt. Leitz, homog. Immers. 1/12; Oc. 4.

Fig. 3. Eine Faser zweiter Art mit dem gefärbten Nervennetz in einem sensibeln Endapparat. Leitz homog. Immers. 1/12; Oc. 4.

Fig. 4. Ein sensibler Endapparat aus dem Schwanze von *Ascaris* ♂. *a*, Faser erster Art; *b*, Faser zweiter Art; *c*, keulenförmiger Höcker der Faser zweiter Art; *d*, Netz der Faser zweiter Art; *e*, feiner, beiden Fasern gemeinsamer Nervenstift; *f*, Hülle des Stiftes; *cu*, Cuticula. Leitz, homog. Immers. 1/12; Oc. 4.

Fig. 5. Ein sensibler Endapparat aus dem Schwanze von *Ascaris* ♂. *a*, Faser erster Art; *b*, Faser zweiter Art; *c*, seitliche Verzweigungen der Faser erster Art, welche auf Muskeln endigen. Leitz, homog. Immers. 1/12; Oc. 2.

Fig. 6. Ein sensibler Endapparat. *a*, Faser erster Art; *b*, Faser zweiter Art; *c*, Netz beider Fasern; *d*, keulenförmige Höcker der Faser zweiter Art. Leitz, homog. Immers. 1/12; Oc. 4.

Fig. 7. Ein sensibler Endapparat aus dem Schwanze von *Ascaris* ♂. *a*, Faser erster Art; *b*, Faser zweiter Art; *c*, keulenförmige Höcker der Faser zweiter Art; *d*, Nervennetz beider Fasern; *e*, Nervenstift; *cu*, Cuticula. Leitz, homog. Immers. 1/12; Oc. 4.

Fig. 8. Ein sensibler Endapparat aus dem Schwanze von *Ascaris* ♂; *a*, Faser erster Art; *b*, Faser zweiter Art; *c*, keulenförmige Höcker der Faser zweiter Art; *d*, Verzweigungen der Faser zweiter Art; *e*, Nervenstift. Leitz, homog. Immers. 1/12; Oc. 4.

Fig. 9. Ein sensibler Endapparat aus dem Schwanze von *Ascaris* ♂. *a*, Faser erster Art; *b*, Faser zweiter Art; *c*, seitliche Verzweigungen der Faser zweiter Art; *d*, Nervenstift; *cu*, Cuticula. Leitz, homog. Immers. 1/12; Oc. 2.

Fig. 10. Der Nervenstift eines sensiblen Endapparates. *a*, Faser erster Art; *b*, Faser zweiter Art; *c*, Neurofibrillen des Stiftes, an dessen Bildung beide Fasern teilnehmen. LEITZ, homog. Immers. 1/12; Oc. 4.

Fig. 11. Faser zweiter Art mit dem gefärbten Netz der Verzweigungen in einem sensiblen Endapparat. LEITZ, homog. Immers. 1/12; Oc. 3.

Tafel XIII.

Fig. 12—17. Seitliche, auf Muskeln endigende Verzweigungen einer Faser erster Art. *a*, Faser erster Art; *b*, Faser zweiter Art; *c*, sensibler Endapparat (Papille); *d*, Seitenästchen; *e*, Endapparat, dessen Seitenästchen auf Muskeln endigt; *m*, Muskeln; *cu*, Cuticula. LEITZ, Obj. 7, Oc. 3.

Tafel XIV.

Fig. 18. Eine sensible Nervenzelle erster Art. *a*, der centrale Fortsatz; *b*, der periphere Fortsatz; *c*, ein Seitenästchen des peripherischen Fortsatzes, welches in der Subcuticula endigt; *d*, kurze Fortsätze. LEITZ, Obj. 7, Oc. 3.

Fig. 19. Eine sensible Nervenzelle erster Art. *a*, der peripherische Fortsatz; *b*, der centrale Fortsatz; *c*, dessen Seitenästchen, welches auf Muskeln endigt; *d*, kurze Fortsätze; *e*, intracellulares Netz. LEITZ, homog. Immers. 1/12; Oc. 3.

Fig. 20. Eine sensible Nervenzelle erster Art. *a*, intracelluläres Neurofibrillennetz; *b*, Dendritenanastomose, längs welcher die Neurofibrillen einer Zelle unmittelbar in die andere übergehen; *c*, peripherischer Fortsatz; *d*, centraler Fortsatz. LEITZ, homog. Immers. 1/12; Oc. 4.

Fig. 21. Eine sensible Nervenzelle erster Art. *a*, *a*, sensible Endapparate; *b*, peripherischer Fortsatz; *c*, centraler Fortsatz; *d*, ein Seitenästchen des centralen Fortsatzes, welches in einer Papille endigt; *e*, Verzweigungen des centralen Fortsatzes. LEITZ, Obj. 3, Oc. 2.

Fig. 22. Eine Nervenzelle erster Art; *a*, peripherischer Fortsatz; *b*, centraler Fortsatz; *c*, kurzer Fortsatz (Dendrit); *d*, intracelluläres Netz. LEITZ, homog. Immers. 1/12; Oc. 4.

Fig. 23. Eine sensible Nervenzelle erster Art. *a*, *a*, Papillen; *b*, *b*, peripherische Fortsätze; *c*, *c*, centraler Fortsatz; *d*, Dendriten. REICHERT, Obj. 5, Oc. 2.

Tafel XV.

Fig. 24—30. Sensible Nervenzellen zweiter Art. *a*, peripherischer Fortsatz; *b*, Dendriten; *c*, lange Dendritenfortsätze, welche mit Dendriten entfernter sensibler Zellen zweiter Art in Verbindung treten; *n*, Neurofibrillen. LEITZ, homog. Immers. 1/12; Oc. 3.

Tafel XVI.

Fig. 31. Verschmelzung der centralen Fortsätze (*a* und *b*) zweier sensibler Nervenzellen. *c*, ein beiden Fortsätzen gemeinsames Plättchen; *d*, *d*, Ästchen, welche von dem Plättchen (*c*) abgehen und zum Neuropil verlaufen. LEITZ, homog. Immers. 1/12; Oc. 3.

Fig. 32. Ein sensibles netzförmiges Geflecht des Analganglions (Neuropil). *a*, *a*, centrale Fortsätze sensibler Zellen erster Art. LEITZ, homog. Immers. 11/2; Oc. 3.

Fig. 33. Drei sensible Endapparate (Papillen), welche von drei Fasern zweiter Art und drei Ästchen einer Faser erster Art gebildet werden. *a*, sensible Zelle erster Art; *c*, ihr centraler Fortsatz; *b*, ihr peripherischer Fortstaz (Faser erster Art); *d*, Papillen; *e*, sensible Zelle zweiter Art. LEITZ, homog. Immers. 1/12; Oc. 3.

Fig. 34. Centrale Fortsätze sensibler Zellen erster Art, welche längs der Subcuticula aus dem Bursalnerv zum Bauchnervenstrang (*a*) verlaufen. LEITZ, Obj. 3, Oc. 2.

Fig. 35. Sensible Zellen erster und zweiter Art aus dem Schwanze von *Ascaris* ♂. *a*, sensible Zelle erster Art; *b*, sensible Zelle zweiter Art; *c*, *c*, peripherische Fortsätze sensibler Zellen erster Art; *d*, peripherischer Fortsatz einer sensiblen Zelle zweiter Art; *e*, *e*, centrale Fortsätze sensibler Zellen erster Art; *f*, *f*, Papillen. LEITZ, Obj. 3, Oc. 2.

Fig. 36. Eine sensible Zelle erster Art. *a*, Zellkörper; *b*, peripherischer Fortsatz; *c*, Papille; *d*, centraler Fortsatz; *e*, Endverzweigungen des centralen Fortsatzes. LEITZ, Obj. 3, Oc. 2.

Fig. 37. Eine sensible Nervenzelle erster Art aus dem Bursalnerv. *a*, peripherischer Fortsatz; *b*, centraler Fortsatz; *d*, Seitenästchen des centralen Fortsatzes; *e*, Seitenästchen des peripherischen Fortsatzes. LEITZ, Obj. 7, Oc. 3.

Fig. 38. Ein sensibles netzförmiges Geflecht (Neuropil) in dem Analganglion von *Ascaris* ♂. *a*, *a*, *a*, centrale Fortsätze sensibler Zellen erster Art; *b*, *b*, ihre gabelförmigen Verzweigungen beim Eintritt in das Geflecht. LEITZ, homog. Immers. 1/12; Oc. 3.

Tafel XVII.

Fig. 39. Entstehung des Bursalnerven im Schwanze von *Ascaris* ♂. *a*, *a*, *a*, sensible Zellen erster Art; *b*, *b*, ihre peripherischen Fortsätze; *c*, *c*, ihre centralen Fortsätze; *d*, *d*, peripherische Fortsätze sensibler Zellen zweiter Art; *e*, *e*, sensible Endapparate (Papillen). LEITZ, Obj. 3, Oc. 3.

Fig. 40. Der Bursalnerv (das Präparat ist mit der Cuticula nach unten aufgelegt). *a*, *a*, *a*, Papillen; *b*, *b*, *b*, peripherische Fortsätze sensibler Zellen erster Art; *c*, *c*, sensible Zellen erster Art, welche mit ihren Fortsätzen den Bursalnerv zusammensetzen. LEITZ, Obj. 3, Oc. 3.

Fig. 41. Eine sensible Zelle zweiter Art. *a*, ihr peripherischer Fortsatz; *b*, Dendriten; *c*, »durchlaufende« Neurofibrillen. LEITZ, homog. Immers. 1/12; Oc. 3.

Tafel XVIII.

Fig. 42. Die Nervenverteilung im Schwanze von *Ascaris* ♂. *a*, Analgeflecht; *b*, Bauchgeflecht; *c*, Verbindungsästchen; *d*, Bauchnerv; *e*, sensible Endapparate; *f*, sensible Zelle zweiter Art. LEITZ, Obj. 3; Oc. 3.

Fig. 43. Die Nervenverteilung im Schwanze von *Ascaris* ♂. *a*, Analöffnung; *b*, Analgeflecht; *c*, centraler Fortsatz einer sensiblen Zelle erster Art; *d*, sensibler Endapparat. LEITZ, Obj. 3, Oc. 3.

Fig. 44. Bauchnervenstrang. *a*, Analganglion; *b*, Fasern des Bauchstranges; *c*, ihre Seitenästchen mit Endapparaten auf Muskeln (*m*); *d*, *d*, Bursalnerv. LEITZ, Obj. 3, Oc. 4.

Tafel XIX.

Fig. 45. Bauchnervenstrang. *a*, motorische Nervenzelle des zweiten Typus; *d*, ihre Dendriten; *b*, Dendritenfortsatz einer motorischen Zelle des dritten Typus mit Seitenästchen (*c*); *d*, dessen Endverzweigungen. Leitz, Obj. 3, Oc. 3.

Fig. 46. Teil des Schlundringes. *a*, Bauchstrang; *b*, *b*, Seitenstränge; *c*, motorische Nervenzelle des zweiten Typus; *d*, Endverzweigungen der Dendriten motorischer Nervenzellen des dritten Typus. Leitz, Obj. 3, Oc. 3.

Fig. 47. Teil des Schlundringes. *a*, Dendritenfortsätze motorischer Zellen des vierten Typus; *b*, Geflechte ihrer Endverzweigungen. Leitz, Obj. 7, Oc. 3.

Fig. 48. Schwanz eines jungen *Ascaris* ♂. *a*, Analöffnung; *b*, Analgeflecht; *c*, Bauchstrang; *d*, *d*, *d*, sensible Endapparate. Leitz, Obj. 3, Oc. 3.

Tafel XX.

Fig. 49. Bauchnervenstrang. *a*, motorische Endapparate auf Muskeln.

Fig. 50. Bauchnervenstrang. *a*, *a*, Dendritenfortsätze motorischer Zellen des dritten Typus; *b*, ihre Endverzweigungen im Schlundringe. Leitz, Obj. 3, Oc. 2.

Fig. 51. Motorische Endapparate auf Muskeln. *a*, *a*, Nervenfortsätze motorischer Zellen; *b*, *b*, *b*, Endapparate. Leitz, homog. Immers. 1/12; Oc. 2.

Fig. 52. Rückennervenstrang. Leitz, Obj. 3, Oc. 3.

Fig. 53. Bauchnervenstrang. *a*, Seitenästchen der Nervenfortsätze motorischer Zellen mit Endapparaten auf den Muskeln.

Fig. 54. Endverzweigungen der Dendriten motorischer Zellen des ersten, zweiten und dritten Typus. *a*, ihre keulenförmigen Endanschwellungen mit Neurofibrillennetzen. Leitz, homog. Immers. 1/12; Oc. 3.

Fig. 55. Bauchnervenstrang. *a*, Seitenästchen mit Endapparaten auf Muskeln. Leitz, Obj. 3, Oc. 2.

Beiträge zur Anatomie und Histologie der Süßwassertricladen.

Von

Dr. **Joh. Ude.**

Mit Tafel XXI—XXIII und drei Figuren im Text.

Inhaltsverzeichnis.

So oft wir auch *Planaria gonocephala* Dug. seit DUGÈS (1830), wo wir ihr das erstemal in der Literatur begegnen, und seit O. SCHMIDT[1], der ihren Geschlechtsapparat nach der Quetschmethode untersucht und dargestellt hat, von den verschiedensten Autoren erwähnt und zum Vergleich herangezogen finden, und so häufig sie auch ihrer geographischen Verbreitung nach ist — man hat sie, um nur einige aus der Literatur bekannte Fundorte anzuführen[2], in Steiermark (Graz), Schweiz, Frankreich, in verschiedenen Gegenden Deutschlands, Rußland, Japan, Amerika gefunden —, so ist doch merkwürdigerweise diese seit 1830 fort und fort zitierte Form[3], abgesehen von einzelnen anatomischen und histologischen Details, selbst in bezug auf den Geschlechtsapparat noch nie detailliert und zusammenhängend untersucht worden, so daß es sich der Mühe lohnte, unsrer in Graz so häufigen *Pl. gonocephala* die Aufmerksamkeit zuzuwenden. Dabei hatte ich es — außer der Nachprüfung und Ergänzung der bereits bekannten Tatsachen — besonders auf die Anatomie und Histologie des Nerven- und Excretionssystems abgesehen, und habe dabei interessante Resultate erzielt. Meine Arbeit bezüglich der *Pl. gonocephala* stellt demnach eine Art Monographie dar, die aber, wie überhaupt keine Monographie, selbstverständlich nie eine allseitig erschöpfende sein kann.

Ferner habe ich den Geschlechtsapparat von *Dendrocoelum angarense* (Gerstf.) und *Dendrocoelum punctatum* (Pallas) eingehend untersucht und auf Grund der Ergebnisse die beiden Formen als zwei verschiedene Species eines und desselben von *Planaria* verschiedenen Genus, nämlich des Genus *Dendrocoelum*, begründet und habe außerdem noch einzelnen histologischen Details dieser beiden Formen meine Aufmerksamkeit zugewendet. Das präparierte Material für die beiden letztgenannten Formen verdanke ich meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. BÖHMIG, dem ich ebenso wie meinem Lehrer, Herrn Hofrat Prof. v. GRAFF, für die zuvorkommende und liebenswürdige Förderung meiner wissenschaftlichen Ausbildung stets zu großem Danke verpflichtet sein muß.

[1] O. SCHMIDT (72.), S. 24—33, Taf. III u. IV.

[2] Ich verweise diesbezüglich auf COLLIN (16), BÖHMIG, L. (7), IIJIMA (40), LAMPERT (47), LEYDIG (52), MONTI (62), MRÁZEK (63), VOIGT (82, 83 u. 84), WOODWORTH (96) u. a. mehr.

[3] Nach WOODWORTH (96) S. 6 u. 7 ist *Planaria gonocephaloides* STIMPSON 1857, S. 23 und DIESING 1862, S. 498 und SILLIMAN 1885, S. 69, wie auch *Dugesia gonocephaloides* GIRARD 1851, S. 265 und 1851 a, S. 2 und 1891, S. 183, synonym mit *Pl. gonocephala*.

Wo immer es tunlich erschien, hob ich die Beziehungen zu andern Formen, histologische und anatomische Analogien mit andern Formen hervor, wobei ich das von andern Forschern Mitgeteilte kurz referiere, bzw. ergänze oder berichtige. Kurz vor Abgabe meiner Arbeit konnte ich noch SABUSSOWS (70) Mitteilung über *Planaria wytegrensis* n. sp. berücksichtigen, und kam zur Überzeugung, daß diese *Pl. wytegrensis*, verglichen mit der Varietät aus Kislowodsk, im Kaukasus, ebenfalls nur eine, allerdings von *Pl. gonocephala* etwas weiter als die Form von Kislowodsk abstehende Varietät der *Pl. gonocephala* sei.

Planaria gonocephala Dug.

In erster Linie kommen für *Planaria gonocephala* die Arbeiten von O. SCHMIDT (72), IIJIMA (39, 40), v. GRAFF (28, 31), BÖHMIG (5, 9) und STOPPENBRINK (79) in Betracht. Außer den in der Umgebung von Graz gefangenen Exemplaren habe ich auch Material aus Kislowodsk im Kaukasus untersucht und dasselbe als eine Varietät unsrer *Pl. gonocephala* bestimmt, wie es die Beschreibung des Genitalapparates noch zeigen wird. Nach der guten Abbildung, welche O. SCHMIDT von *Pl. gonocephala* gibt, kann man unsre Planarie sofort unter ihren Verwandten herauskennen. Es ist vor allem der charakteristische, pflugscharartige, dreieckige Kopf, welcher dieselbe auszeichnet. Allein die »zwei seitlichen mehr oder minder deutlich hervortretenden dunklen Bänder, die vom Halse bis zum Schwanzende verlaufen«, wie IIJIMA (40, S. 338) erwähnt, konnte ich nicht entdecken. Es mag sich wohl um individuelle Eigentümlichkeiten handeln, wie ja auch die Größe und Gestalt, je nachdem das Tier ausgestreckt oder kontrahiert ist, und die Farbe — die verschiedenen Forscher sprechen bald von dunkelgrauer, grünlicher, bräunlicher, rotbrauner, schwarzbrauner, lichtgrauer Färbung — sehr verschieden ist. Ich habe geschlechtsreife Individuen von 6,3 mm Länge und bedeutend darüber angetroffen, bis 1,5 cm. Die von mir untersuchte, in Alkohol konservierte Varietät der *Pl. gonocephala* von Kislowodsk habe ich Taf. XXI, Fig. 6 abgebildet. Infolge der starken Kontraktion des Tieres stellt sich das Verhältnis der Länge zur Breite wie 6,38 mm : 3,3 mm. Die Grundfarbe ist ein lichtes Ockergelb; das rostbraune Pigment ist deutlich erkennbar und verteilt sich auf zwei breite Bänder, die von den Augen an (besonders auf der rechten Seite unsres Objektes deutlich wahrnehmbar) bis zum Schwanzende verlaufen und vielleicht mit den von IIJIMA erwähnten »seitlichen dunklen Bändern« identisch sind. Dem dunklen Fleck, den

man dorsal ungefähr über dem Geschlechtsporus erblickt, messe ich keine besondere Bedeutung bei; es dürfte sich um ein zufälliges Gebilde handeln. Die Augen des soeben beschriebenen Individuums liegen vom Kopfrand 0,308 mm und voneinander 0,528 mm entfernt. Bei gut ausgestreckten Individuen ist das Verhältnis des Abstandes der Augen vom vorderen Kopfrand und des Abstandes der Augen untereinander in abgerundeten Zahlen ausgedrückt ungefähr das von 5 : 3. Mund und Geschlechtsöffnung stehen bei dem von mir abgebildeten Tier voneinander 0,968 mm und die Geschlechtsöffnung vom Schwanzende 1,54 mm ab. Für den Munddurchmesser habe ich 0,22 mm und für den Durchmesser der Geschlechtsöffnung 0,088 mm gefunden: Selbstverständlich lauter Zahlen von relativem Wert.

Iijima[1] sagt zwar, »daß *Pl. gonocephala* und *Pl. polychroa* in allen wichtigen anatomischen Punkten unter sich übereinstimmen. Die beiden bilden eine Gruppe, die sich vor allem durch den Bau des Gehirnes vor den übrigen Tricladen auszeichnet«. Allein ein Vergleich meiner Befunde an *Pl. gonocephala* mit den von Iijima über *Pl. polychroa* mitgeteilten Resultaten und besonders mit den Mitteilungen, welche Micoletzky[2] über den Bau des Gehirnes von *Pl. polychroa* macht, zeigt oft sehr bedeutende Abweichungen.

Epithel und Hautmuskelschlauch.

Böhmig[3] unterscheidet im Epithel der marinen Formen Deck-, Kleb- und Sinneszellen. Dieselbe Unterscheidung machen wir auch für die Epithelzellen der *Pl. gonocephala*. Die Deckzellen zeigen auch hier die schon so oft bei den Tricladen beschriebene kubische oder cylindrische, auf Flächenschnitten polygonale Form mit meist deutlich fibrillärem Plasma, in welchem der große, bald basal, bald medial gelegene Kern und die zahlreichen Rhabditen auffallen: Die Länge der Deckzellen ist dorsal bedeutend größer als ventral: Ich habe z. B. ventral (ohne Cilien) 12, dorsal 22—24,5 μ gemessen, während Iijima bei *Pl. polychroa* durchschnittlich für die dorsalen sowohl wie für die ventralen 0,03 mm angibt.

Die Befunde Iijimas[4], daß die Epidermiszellen bei *Pl. polychroa* »nicht flach auf der Basalmembran aufsitzen, sondern mit der letzteren durch zahlreiche feine Fortsätze in Berührung kommen, welche etwa

[1] Iijima (40) S. 339.
[2] Mikoletzky (58) S. 702 ff.
[3] Böhmig (9) S. 374.
[4] Iijima (39) S. 368 ff.

kammförmig dicht nebeneinander stehen, . . . daß die Kammzähne nichts andres wären als direkte Protoplamafortsätze der Epidermiszellen«, finde ich durchweg bei *Pl. gonocephala* bestätigt, und konnte nachweisen, »daß die Fortsätze in unverkennbarer Weise durch die Membran hindurch nach innen bis unter die Hautmuskulatur verlaufen«. Für die $^1/_2$ bis $^2/_3$ Deckzellenhöhe messenden zahlreich vorhandenen Rhabditen unsres Tieres gilt so ziemlich das, was IIJIMA über den Bau und die physiologische Bedeutung der Rhabditen der von ihm beschriebenen Formen bemerkt[1]. Die Ansicht IIJIMAS[2], »daß die Rhabditen nicht in dem Epithel, sondern in Zellen, welche am peripherischen Teil des Körpers im Mesenchym eingebettet liegen, gebildet werden«, kann ich jedoch nicht uneingeschränkt teilen, sondern nehme auch manche Zellen des Epithels als Rhabditenbildungszellen in Anspruch, wie auch BÖHMIG für die marinen Tricladen[3] angibt, »daß die Rhabditen zum großen Teil in den Deckzellen selbst gebildet werden müssen«. Zu dieser Ansicht brachte mich das eigentümliche Verhalten so mancher Deckzellen, die zwischen die andern eingekeilt erscheinen. Auf Taf. XXI, Fig. 5, habe ich zwei dieser charakteristischen Zellen abgebildet. Während die Zellkerne (*n*) der gewöhnlichen Deckzellen licht und oval erscheinen, sind die wohl in Funktion begriffenen halbmondförmigen Bildungskerne (*nrhbz*) sehr dunkel gefärbt und liegen basal querüber, mit der konvexen Seite der Basalmembran zugekehrt; der um diese Kerne namentlich basal konzentrierte Plasmahof ist ebenfalls sehr dunkel gefärbt und erscheint körnig im Gegensatz zum lichteren fibrillären Plasma der gewöhnlichen Deckzellen. Nach außen hin liegt über den Bildungszellkernen das Rhabditennest. Kern und Rhabditen und der um sie verdichtete Plasmahof gleichen einer Knospe, die soeben im Entfalten begriffen ist. Daß das keine zufälligen Gebilde sind, beweist ihr häufiges, bei den verschiedensten Individuen beobachtetes Auftreten. — Klebzellen, wie solche BÖHMIG[4] für *Bdelloura candida*, *Cercyra hastata*, *Sabussowia dioica* und *Procerodes* beschreibt und abbildet, finde ich auch bei *Pl. gonocephala*. Diese rhabditenlosen, von zahlreichen Ausführungsgängen der eosinophilen Kantendrüsen durchsetzten Zellen bilden am Körperrand, etwas ventralwärts verschoben, einen kontinuierlichen, ab und zu

[1] IIJIMA (39) S. 371 ff. Vgl. hierzu v. GRAFF (28) S. 52 ff. und BÖHMIG (9) S. 375 ff.

[2] IIJIMA (39) S. 371.

[3] BÖHMIG (9) S. 375.

[4] BÖHMIG (9) S. 378 ff. und Taf. XII, Fig. 1—3 (*klz*).

durch Deckzellen unterbrochenen schmalen Saum, der für gewöhnlich 3—4 Zellen nebeneinander umfaßt und nur an den beiden Körperspitzen eine bis 0,32 mm breite Zone bildet. Für die physiologische Deutung dieser Zellen und ihres Secretes, das eben zum Ankleben bei der Kriechbewegung dient, verweise ich auf Böhmig (9, S. 378).

Der Hautmuskelschlauch der *Pl. gonocephala* ist äußerst mächtig entwickelt und zeigt ganz dasselbe Verhalten wie bei *Pl. polychroa*[1]. Von außen nach innen fortschreitend, setzt sich der Hautmuskelschlauch zusammen aus Ring-, äußeren Längs-, gekreuzten Schräg- und inneren Längsfasern. Ebenso begegnen wir mächtig ausgebildeten Dorsoventralmuskelfasern und gewaltigen Quermuskelfaserbündeln. Die Muskelfasern erscheinen bei *Pl. gonocephala* als homogene Gebilde. Muskelkerne für die Muskelfasern der *Pl. gonocephala* hat Böhmig an seinen Macerationspräparaten unzweifelhaft nachgewiesen[2]. Damit erscheint die Ansicht Iijimas[3], der seinerseits wieder Lang[4] beistimmt, »daß nämlich die Kerne, welche die Fasern einmal besaßen, in den ausgebildeten Fasern nur verschwunden seien«, als irrtümliche Auffassung.

In dem Hautmuskelschlauch von *Dendrocoelum angarense* und *Dendrocoelum punctatum* folgen sich die verschiedenen Muskellagen in derselben Anordnung wie bei *Pl. gonocephala*; nur ist bei den beiden *Dendrocoelum*-Arten die äußere Ringmuskelschicht, besonders die innere Längsmuskelschicht, bedeutend stärker entwickelt; außerdem treten bei *Dendrocoelum punctatum* an der Ventralseite die Quermuskeln in außerordentlich mächtigen Bündeln so nahe an die Schicht der inneren Längsmuskeln heran, daß man sie fast dem Hautmuskelschlauch zuzählen könnte; ferner konnte ich bei *D. punctatum* beobachten, wie die zahlreichen Dorsoventralfasern mit saugscheibenförmiger Verbreiterung ihres Endes an der Basalmembran inserieren; und manchmal schien es mir, als ob sie sich zerfasernd in die Basalmembran einsenkten.

Der Haftwulst am Vorderende von *Dendrocoelum punctatum*. — Kennel[5] beschreibt den ventral am Vorderende von *Dendr. angarense* — allein, wie wir weiter unten nachweisen werden, hat

---

[1] Siehe Iijima (39) S. 378 ff. und Taf. XX, Fig. 8.

[2] Böhmig (9) S. 389 u. 396 und Taf. XII, Fig. 6 *a—c*.

[3] Iijima (39) S. 381.

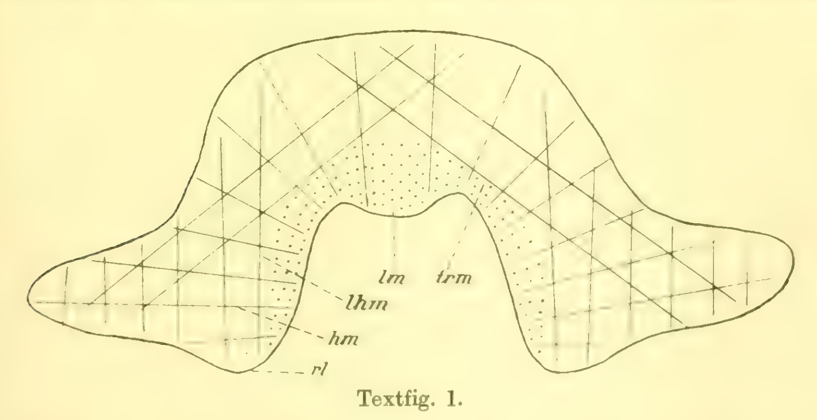
[4] Lang, A., Der Bau von *Gunda segmentata* und die Verwandtschaft der Plathelminthen mit Cölenteraten und Hirudineen. Mitt. a. d. zool. Stat. zu Neapel Bd. III, S. 194. Vgl. auch Jander.

[5] Kennel (43) S. 456 ff.

Kennel *Dendr. punctatum* irrtümlicherweise als *Dendr. angarense* beschrieben — gelegenen, am Außenrande stark gefalteten »Haftwulst« oder »Haftlappen«, und gibt (Taf. XXIII, Fig. 14) eine gute Abbildung desselben, aber nur dem Exterieur nach. Ich gebe hier eine anatomische Beschreibung dieses interessanten, nach Art eines Saugnapfes wirkenden Haftwulstes — denn als einen solchen weist sich das betreffende Gebilde schon seiner Anatomie nach unzweifelhaft aus. Die Anordnung der verschiedenen komplizierten Muskellagen zeigt das mikroskopische Bild (Taf. XXIII, Fig. 2) und das im Text hier beigefügte Schema. Das Tafelbild stellt die Hälfte eines Querschnittes dar, welcher 390 μ vom Vorderende entfernt geführt worden ist, und dessen Epithel bis auf das abgehobene, nur schematisch angedeutete Stück bei der Konservierung verloren gegangen ist. Der Haftapparat tritt bei dem von mir untersuchten Exemplar ungefähr 255 μ vom Vorderende an gerechnet auf, und erstreckt sich in einer Länge von über 750 μ nach hinten. 525 μ vom Vorderende entfernt treten in der mir vorliegenden Querschnittserie die vor dem Gehirn gelegenen Augen auf. Zahlreiche Drüsen münden auf der ganzen Fläche des Haftapparates aus. In der vordersten Zone desselben münden zunächst nur eosinophile Drüsen (*edr*) aus, deren ziemlich breite Ausführungsgänge namentlich in den Falten sich dicht aufeinander drängen und den Deckzellen ein kammartiges, klebzellenartiges Aussehen verleihen. Ungefähr 340 μ vom Vorderrand an konstatierte ich ganz lateral die ersten cyanophilen Drüsenausführungsgänge (*cdr*). Dieselben nehmen sehr rasch, je weiter wir nach hinten kommen, an Zahl zu und rücken immer mehr medianwärts, während die eosinophilen Drüsenausführungsgänge an Zahl proportional abnehmen, bis ungefähr nach 60—70 μ vom ersten Auftreten der cyanophilen Drüsenausführungsgänge an gerechnet die eosinophilen Drüsen verschwinden und in der ganzen Breite des Haftwulstes nur mehr cyanophile Drüsen, aber nicht mit der Regelmäßigkeit des gegenseitigen Abstandes und der Häufigkeit, wie die eosinophilen Drüsen im vorderen Teil des Haftwulstes, ausmünden. Besonders massenhaft und auffallend sehen wir in der Medianlinie des hinteren Teiles des Haftwulstes die cyanophilen Drüsenausführungsgänge zusammengedrängt. Nebenbei bemerkt sei, daß cyanophile Drüsen einzeln auf der ganzen Körperoberfläche des Tieres ausmünden. Verfolgt man die Querschnittserien vom Vorderende an, so sieht man wie die Deckzellen auf der dorsalen Körperseite durchweg das typische Verhalten zeigen; Rhabditen treten verhältnismäßig in geringer Zahl auf. Auffallend ist, wie auf der ventralen Seite die Basalmembran dort verschwindet,

wo der Saugnapf mit der Zone der erythrophilen Drüsenzone beginnt; wo die Basalmembran verschwindet, wandern die Kerne der Deckzellen mit der basal gelegenen dunkeln Plasmaschicht weit in die Tiefe, während der lichte Außensaum der Deckzellen sich über die ganze Fläche des Haftwulstes erstreckt. Dieses Verhalten der Deckzellen und der Basalmembran konnte ich bis ungefähr in die Gegend verfolgen, wo die Drüsenausführungsgänge der cyanophilen Drüsen medianwärts zu rücken beginnen; an dieser Stelle rücken die Deckzellenkerne wieder mehr an die Peripherie, die Basalmembran tritt wieder auf, und der Hautmuskelschlauch zeigt von da an auch auf der ventralen Seite das gewöhnliche typische Verhalten, während die Hautschlauchmuskulatur in den vordersten Partien des Haftwulstes in die Haftwulstmuskulatur umgebildet erscheint. Im Bereich des Haftapparates fehlen ventral die Rhabditen, die erst mit der Endigung desselben auch ventral auftreten. Vom Haftapparat an erstreckt sich an den lateralen Partien eine breite Klebdrüsenzone bis zum Hinterende des Tieres. Auf der ventralen Seite münden zahlreichere cyanophile Drüsen aus als auf der dorsalen Seite; nur lateral, unmittelbar an die Klebdrüsenzone anschließend, sind auch dorsal die Ausführungsgänge der cyanophilen Drüsen im allgemeinen etwas zahlreicher als an den medianen Partien der Dorsalfläche.

Das Muskelsystem des Haftapparates läßt sich auf vier Hauptlagen miteinander kreuzender Muskelfasern zurückführen, wie es die Textfig. 1 in äußerst schematischer Weise darstellt. Die Textfigur ist ein



Textfig. 1.

Schema, das ungefähr dem auf Taf. XXIII, Fig. 2, dargestellten Querschnitt entspricht. Alle dorsoventral angeordneten Muskelfasern verlaufen mehr oder weniger schräg in rostrad-caudader Richtung und greifen,

in mannigfacher Weise sich kreuzend, ineinander, wie es Taf. XXIII, Fig. 2, ersichtlich macht. Auffallend massig entwickelt ist in der Medianlinie das ventrale Polster der Longitudinalmuskelfasern, welches gegen die lateralen Seiten und nach hinten dem Ende des Haftwulstes zu an Mächtigkeit abnimmt; proportional aber mit dem in caudader Richtung stattfindenden Abnehmen der Masse der Longitudinalfasern des Haftwulstes tritt der im Vorderteil ganz verdrängte Hautmuskelschlauch mit seiner oben S. 313 erwähnten Aufeinanderfolge der Muskelfaserschichten immer stärker auf. Ich gebe hier einige Maße, welche das geschilderte Verhältnis der ventralen, an den Haftwulst anschließenden Schichten des Hautmuskelschlauches am besten veranschaulichen. Ungefähr 1,04 mm vom Vorderende entfernt — die Muskeln sind allerdings stark gequollen — in der Medianlinie ventral gemessen: *bm* 6 μ, *rm* 10 μ, *alm* 2—4 μ, *krm* 10 μ, *ilm* 50 μ; in der Mitte zwischen Medianlinie und dem seitlichen Rand gemessen: *bm* 3 μ, *rm* fast kaum zu unterscheiden, *alm* 30 μ, *krm* 12 μ, *ilm* 28 μ; dorsal auf demselben Schnitt in der Medianlinie: *bm* 6 μ, *rm* 30 μ, *alm* 2—3 μ, *krm* 1—2 μ, *ilm* 28 μ; nach 2 mm vom Vorderende ventral in der Medianlinie gemessen: *bm* 7,8 μ, *rm* 11,4 μ, *alm* 4,3 μ, *krm* 28,4 μ, *ilm* 99,4 μ; dorsal auf demselben Schnitt: *bm* 5,6 μ, *rm* 11,8 μ, *alm* 2,84 μ, *krm* 21,3 μ, *ilm* 24,1 μ; noch 3 mm ventral in der Medianlinie gemessen: *bm* 7,10 μ, *rm* 7,1 μ, *alm* 7 μ, *krm* 35,5 μ, *ilm* 85,2 μ. Noch weiter nach hinten nimmt die Stärke der einzelnen Muskelschichten zwar ab; dieselben bleiben aber untereinander proportional ziemlich die gleichen. Daß die gewaltig ausgebildete Längsmuskulatur der ventralen Fläche bei der Kriechbewegung eine hervorragende Rolle spielt, ist einleuchtend. Für das Ansaugen, bzw. für das Festhaften kommen die dorsoventral verlaufenden Muskelfasern und das schleimige Drüsensecret in Betracht. Beim Festhaften gilt es den Rand fest an die Unterlage anzupressen. Zu diesem Zweck muß ein Hohlraum mit verdünnter Luft geschaffen werden, so daß dann durch den äußeren Luftdruck der Rand des Haftwulstes fest angepreßt wird. Dabei verhindert wohl der klebrige Drüsenschleim das Eintreten der äußeren Luft in den durch Muskelkraft geschaffenen Hohlraum und unterstützt wohl auch bei der Abplattung des Saugnapfes und der dadurch erfolgten Ausgleichung der Luftdruckverhältnisse das Weitergleiten bei der Kriechbewegung. Wenn die Muskelfasern *hm* — ich will sie Hebemuskel nennen — sich kontrahieren, so wird die Ventralseite naturgemäß in die Höhe gezogen und dadurch ein luftverdünnter Raum gebildet, und gleichzeitig die Randleiste des Haftwulstes (*rl*) durch den äußeren Luftdruck an die Unter-

lage angepreßt. Soll das Gegenteil eintreten, so müssen die Ansaug- bzw. Hebemuskeln (*hm*) außer Aktion treten; die Transversalmuskeln (*trm*) aber und die lateralen Hebemuskeln (*lhm*) und die Longitudinalmuskeln (*lm*) müssen sich gleichzeitig kontrahieren. Dadurch gleichen sich die Luftdruckverhältnisse innerhalb und außerhalb des Haftwulstes wieder aus, und die Randleiste kann gleichzeitig gehoben werden. Der ganze Muskelapparat wirkt also wie ein Saugnapf. Unsre Abbildungen zeigen den Haftwulst in Ansaugstellung.

Mesenchym.

Der ganze Hautmuskelschlauch erscheint mit der spongiösen, lockeren Grundsubstanz des Mesenchyms erfüllt, dessen Maschen und Zwischenräume ein mannigfach kommunizierendes Lückensystem vorstellen, welches beim lebenden Tier ohne Zweifel mit der periviszeralen Nährflüssigkeit erfüllt ist, und in welches gewissermaßen alle inneren Organe eingebettet erscheinen. Nach v. GRAFF[1] wird das Mesenchym bei den Rhabdocölen aus den »Sagittalmuskelfasern«, den »Bindegewebsbalken« und »Bindegewebszellen« gebildet. Da aber, wie schon IIJIMA[2] ausdrücklich hervorhebt, »die Sagittalfasern, namentlich die Dorsoventralmuskelfasern bei den Tricladen ein selbständiges System von so wohl entwickelten Muskelfasern bilden, daß diese nicht mit dem eigentlichen Bindegewebe zu verwechseln sind«, und meine tatsächlichen Befunde bei *Pl. gonocephala* den Zweifel IIJIMAS, »ob die ‚Bindegewebsbalken' und die ‚Bindegewebszellen' als zwei getrennte Elemente des Parenchyms[3] betrachtet werden dürfen«, als vollauf begründet erscheinen lassen, so brauche ich mit IIJIMA das Wort »Bindegewebszellen« in dem Sinne, daß beide Elemente v. GRAFFS darunter verstanden werden, und dies um so mehr, da ich mich diesbezüglich auch mit der Anschauung BÖHMIGS[4] bezüglich des Mesenchyms der

[1] v. GRAFF (28).

[2] IIJIMA (39, S. 384).

[3] Besser würde man sagen »des Mesenchyms«. Ich verweise diesbezüglich auf BÖHMIG (8), wo es S. 7 also heißt: »Bei den cölaten Turbellarien wird man den Ausdruck Parenchym durch Mesenchym ersetzen können. In der Anatomie der acölen Turbellarien hat die Bezeichnung Parenchym eine viel umfassendere Bedeutung als in derjenigen der cölaten, und es ist daher wünschenswert auch verschiedene Bezeichnungen einzuführen. Das Parenchym der Acöla entspricht dem Mesenchym + Magendarmgewebe der Cölata, zwei Gewebe, welche sich histologisch bei den Acölen nicht scharf voneinander trennen lassen«.

[4] BÖHMIG (9, S. 390 ff.).

marinen Tricladen vollkommen in Übereinstimmung weiß. Böhmig, der in einer früheren Arbeit[1] zwischen »Spongioplasma« oder »Gerüstplasma«, welches in seiner Gesamtheit das Netzwerk des Bindegewebes bilden soll, und dem »Hyaloplasma«, welches die Maschenräume des Spongioplasmas erfüllen soll, unterscheidet, kommt in seinen »Tricladenstudien« zu einer andern Anschauung über das Mesenchym, indem er anschließend an Jander[2] die freien Zellen« oder »Stammzellen« Kellers[3] als »Grundlage des Gewebes« und als »Matrixzellen« der »Hauptmasse des ganzen spongiösen Reticulums, welche die Muskelfasern, Drüsenzellen usw. umscheidet und die Basalmembranen formt«, bezeichnet. Auch bei *Pl. gonocephala* »erfüllt die Maschenräume, wenn nicht besondere Zellen, die Stammzellen, in ihnen gelegen sind, eine homogene oder feinkörnige, wenig tingierbare Substanz«, welche wohl als periviscerale Nährflüssigkeit zu deuten ist. Die sternförmigen, scharfkonturierten, unregelmäßig verästelten Zellen im Mesenchym unsrer Planarie, welche kleine kompakte Kerne besitzen und mit ihren bald längeren, bald kürzeren Ausläufern anastomosieren und so die »Bindegewebsbalken«, das »Netzwerk«, das »Gerüstwerk« bilden, sind nichts andres als die »Matrixzellen«, zwischen denen sich die homogene, ab und zu feinkörnige, hyaline Zwischensubstanz ausbreitet. Osmiumpräparate, mit Eisenhämatoxylin behandelt, zeigten schärfere und klarere Bilder als Sublimat-Hämatoxylin-Eosinpräparate. Man sieht im Mesenchym auch größere, mehr rundliche und wenig gezackte Zellen, die eine größere Selbständigkeit zu haben scheinen als die kleineren stärker verästelten Bindegewebszellen.

Drüsen.

Die Unterscheidung zwischen Speichel- und Schleimdrüsen, welche Iijima[4] und andre Forscher machen, soll nach v. Graff, Böhmig u. a. endgültig aufgegeben und einfach zwischen cyanophilen und eosinophilen Drüsen unterschieden werden, welche Unterscheidung sowohl auf die Körper- wie auf die Pharynxdrüsen paßt. Die Körperdrüsen von *Pl. gonocephala*, welche in der Klebdrüsenzone ausmünden, sind sämtlich eosinophile Drüsen, und ihrer Lage nach können wir sie, dem Beispiele v. Graffs folgend (der dieselbe Bezeichnung zuerst für ähn-

[1] Böhmig (6), S. 197 ff., Taf. XII, Fig. 21 stellt ein Stück aus dem Mesenchym von *Planaria gonocephala* dar.

[2] Jander (37), S. 176 ff.

[3] Keller (41), S. 384.

[4] Iijima (39), S. 382 ff.

liche Drüsen bei den Landplanarien geprägt hat), als Kanten- oder Randdrüsen bezeichnen. Auch cyanophile Körperdrüsen münden am Vorderende unsres Tieres hinter der eosinophilen Klebdrüsenzone aus. An der übrigen Körperoberfläche sah ich nur höchst vereinzelt die eine oder andre eosinophile oder cyanophile Drüse ausmünden. Man vergleiche hierzu die Verhältnisse der eosinophilen und cyanophilen Körperdrüsen von *Dendrocoelum punctatum*, deren bereits oben bei Beschreibung des saugnapfartigen Haftorgans gedacht worden ist. Die Drüsenverhältnisse im Pharynx der *Pl. gonocephala* und des *Dendrocoelum angarense* und *D. punctatum* behandle ich im Anschluß an die histologisch-anatomische Beschreibung des Pharynx.

Pharynx und Darm.

Die Befunde, welche Ijima, seinerseits die Angaben von Moseley, Minot, Kennel, Hallez, Lang modifizierend, über den Pharynx der Süßwassertricladen[1] wiedergibt und die einer Korrektur, bzw. Ergänzung bedürfen, stimmen für den Pharynx meiner Formen nicht. Nach Ijimas Angaben, von denen einzelne an der Hand der grundlegenden Arbeit Janders über den Tricladenpharynx (37) leicht berichtigt werden können, ergibt sich für den Pharynx von *Planaria polychroa* folgendes Schema in der Abfolge der den Pharynx von außen nach innen zusammensetzenden Schichten: Cilien, kernlose Cuticula, Epithelschicht, äußere Längsmuskel, äußere Ringmuskel, breite Bindegewebszone mit Speichel- und Schleimdrüsengängen, innere Längsmuskelfasern, innere Ringmuskelfasern, inneres Cilienepithel ohne Kerne, von der Pharynxlippe bis ungefähr zur Hälfte nach vorn reichend, wo sich gewöhnliches Epithel anschließt; ferner Radiärmuskelfasern. Bei *Pl. gonocephala* ergibt sich nach meinen Untersuchungen folgendes Schema für die histologischen Verhältnisse des Pharynx, von außen nach innen fortschreitend: Kurze, dichtstehende Cilien, Epithelialplattenschicht, der Basalmembran aufliegend, äußere Längsmuskelfasern, äußere Ringmuskelfasern, Epithelkernschicht, eine zweite Schicht äußerer Längsmuskeln, mehr in einzelnen Bündeln stehend (Retractoren), äußerer Nervenplexus, Bindegewebszone mit den zahlreichen Ausführungsgängen der Pharyngealdrüsen, innerer Nervenplexus, eingesenkte Zellkernschicht des Innenepithels, innere Längsmuskelfaserschicht, innere Ringmuskelfaserschicht, innere Basalmembran (die ich aber nicht mit Sicherheit nachweisen konnte),

[1] Ijima (39), S. 388 ff.

Cilienepithel (ob eine innere Epithelialplattenschicht vorhanden ist, muß ich dahingestellt lassen), ferner Radiärfasern. Die äußeren Längsmuskeln treten durchschnittlich in doppelter bis dreifacher Lage auf, die Ringmuskel in vier- bis sechsfacher Schicht und darüber; die mächtigste Schicht bilden die inneren Ringmuskeln in 20—25 facher Lage und darüber. Die äußere Cuticula Iijimas ist nichts andres als die Verschmelzung der die Basalmembran durchbrechenden Plasmaköpfe der eingesenkten Epithelzellen. Diese Schicht zeigt bei *Pl. gonocephala* kein homogenes Verhalten, indem die äußerste Schicht als dunklere Zone sich abhebt und an typischen Stellen selbst die Zellgrenzen als dunkle Streifen sich differenzieren. Das Innenepithel des Pharynx, das vom Darmmund an ein gewöhnliches ist, geht nach und nach in ein typisch eingesenktes Epithel über. Die Zellkerne des Innenepithels liegen ab und zu zwischen, meist aber außer der inneren Ringmuskelschicht. Ab und zu treten im Außenepithel Kerne auf, namentlich in der Gegend der Pharynxwurzel, wo das Epithel der Pharynxtasche ins Pharynxepithel übergeht, ein Verhalten, welches v. Graff[1] für den Pharynx verschiedener terricoler Formen hervorhebt, und wobei er sich mit Jander in Übereinstimmung weiß. Die Flimmerhaare der inneren Epithelschicht sind am basalen Teil des Pharynx länger als die Flimmerhaare des ganzen übrigen Pharynxepithels. Die größte Dicke erreichen die äußeren Längsmuskelfasern. Ab und zu schien es mir, als ob die Pharynxmuskulatur eine Differenzierung in Rinden- und Markschicht aufwiese.

Die Zone der Ausführungsgänge der Pharyngealdrüsen liegt bei unsrer *Planaria gonocephala* zwischen der äußeren und inneren Nervenschicht. Schon Chichkoff hat auf die zwei Arten von Drüsen im Tricladenpharynx aufmerksam gemacht, und v. Graff hat dieselben als dem cyanophilen (Schleimdrüsen Chichkoffs) und dem erythrophilen (Speicheldrüsen Chichkoffs) Typus zugehörig beschrieben. Die Zellleiber der Pharyngealdrüsen liegen sämtlich im Mesenchym vor dem Pharynx über den Marksträngen und zwischen und neben den Darmzipfeln. Die Hauptmasse der Pharyngealdrüsen bilden bei *Pl. gonocephala* die cyanophilen Drüsen, deren Zellleiber sehr weit nach vorn liegen, während die geringere Zahl der erythrophilen Drüsen näher dem Pharynx gelegen ist. Die Hauptmasse der Drüsengänge mündet an der Pharynxlippe, wo die Flimmerhaare fehlen, aus; am distalen Teil des Pharynx jedoch münden einzelne Drüsen — wie es v. Graff

[1] v. Graff (31), S. 105.

für den Pharynx einiger terricolen Formen angibt —, und zwar erythrophile, an der Außenseite, und cyanophile an der Innenseite ins Pharynxlumen. Die Ausführungsgänge der beiden Drüsengattungen ziehen, zu kleineren und größeren Bündeln vereinigt, ab und zu durcheinandergeflochten, zwischen den beiden Nervenplexus der Pharynxlippe zu. Dem inneren Nervenplexus dicht aufliegend und zunächst dem Pharynxlumen zu mündend, zieht eine breite Zone von cyanophilen Drüsengängen, welche sich durch ein lichtblau gefärbtes Secret auszeichnet; weiter nach außen zu mündet eine ungefähr gleich mächtige Zone von eosinophilen Drüsen und an diese anschließend eine ganz schmale Zone cyanophiler Drüsen, deren Secret im Gegensatz zum lichtblauen Secret der innersten, cyanophilen Drüsenzone, durch einen tiefschwarzen Farbenton ausgezeichnet ist; ganz außen am Rand der Pharynxlippe münden wieder erythrophile Drüsen aus. Das Drüsensecret der erythrophilen Drüsen scheint, wenigstens dem Farbton nach zu schließen, dasselbe zu sein, wie das der Kantendrüsen, unterscheidet sich aber von dem viel tiefer rot und glänzender erscheinenden Drüsensecret des Geschlechtsapparates.

Was die Innervation des Pharynx betrifft, so bietet *Planaria gonocephala* etwas andre Verhältnisse, als sie IIJIMA[1] für die *Planaria polychroa* beschreibt, indem er sagt, daß zwischen den äußeren Ringsmuskeln und den Ausführungsgängen der Speicheldrüsen ein Nervenplexus vorhanden sei, »der gegen das freie Ende des Pharynx hin eine ansehnliche Anschwellung bildet, wie dies schon LANG beschreibt«. BÖHMIG bemerkt[2]: »Auf Grund meiner Beobachtungen an *Planaria gonocephala*, *polychroa*, *dimorpha*, *similis*, stimme ich den Angaben IIJIMAS im wesentlichen bei; ich muß jedoch bemerken, daß der Plexus, welchen ich durch den ganzen Pharynx verfolgen konnte, nicht eigentlich zwischen den äußeren Ringmuskeln und der Drüsenzone, sondern zwischen dieser und der Schicht der kernhaltigen Fortsätze des Epithels, bzw. den auch hier befindlichen Myoblasten JANDERS gelegen ist und stellenweise in die äußersten Partien der Drüsenzone einsinkt. Es zeigen weiterhin durchaus nicht alle Süßwassertricladen ein vollständig übereinstimmendes Verhalten; als Beispiel sei *Planaria ambigua* angeführt, bei welcher ein zweiter schwächerer Plexus, der mit dem ersten durch kräftige, die Drüsenzone durchsetzende Faserzüge verbunden ist. Derartige Verschiedenheiten konstatierte v. GRAFF auch in der Gruppe der Landplanarien.« Auf Grund

[1] IIJIMA (39), S. 428 ff.

[2] BÖHMIG (9), S. 403 ff.

meiner Beobachtungen an *Planaria gonocephala* konnte ich ähnlich, wie Böhmig bei *Planaria ambigua*, einen doppelten Nervenplexus konstatieren; nur sehr selten jedoch konnte ich beobachten, daß der stärkere äußere Plexus mit dem schwächeren inneren Plexus durch Commissuren verbunden sei; wenn ich solche Verbindungsbalken sah, war es nur im letzten Drittel des freien Pharynxendes. Jeder Plexus stellt für sich eine Art Netzcylinder vor, in welchem die Longitudinalfaserzüge so ziemlich regelmäßig im Kreise angeordnet und mächtiger entwickelt sind als die mehr oder weniger circulär verlaufenden Anastomosen. Der äußere Nervenplexus biegt an der Pharynxlippe etwas gegen das Pharynxlumen zu um, so daß das freie Pharynxende reichlicher mit Nerven versorgt und darum wohl auch empfindlicher erscheint als der übrige Teil. Ich konnte deutlich beobachten, wie unmittelbar dort, wo der Pharynx inseriert, ein ziemlich ansehnlicher Nervenstrang von den hinteren Marksträngen abzweigt und in die Bildung des äußeren Pharynx-Nervenplexus eingeht. Um Pharynxlänge weiter nach vorn sah ich einen andern mächtigen Nerv vom Markstrang abzweigen, der sich beinah bis in die Gegend des inneren Nervenplexus erstreckte, so daß ich auf den Gedanken kam, daß es möglicherweise der Nerv sei, welcher sich in den inneren Nervenplexus auflöse.

Für die Pharynxverhältnisse von *Dendrocoelum punctatum* verweise ich auf die ausgezeichnete Arbeit Janders[1]. Nach seinen Beobachtungen setzt sich der Pharynx von *Dendr. punctatum* aus folgenden Teilen zusammen: Zellplatte mit Cilien und Zellfortsätzen, Basalmembran, äußere Längs-, äußere Ringmuskelfasern, dann eine weitere mächtigere Lage von Längsmuskelfasern — nach Jander[2] soll sich der Pharynx von *Dendrocoelum punctatum* gerade durch diese soeben erwähnten Längsmuskelfasern von dem Pharynx der andern Tricladen unterscheiden; allein, wie schon bemerkt, begegnen wir auch bei *Pl. gonocephala* dieser Längsmuskelfaserschicht, wenn auch nicht in derselben Mächtigkeit; und außerdem ist diese Längsmuskelfaserschicht bei *Planaria gonocephala* streng von der äußeren Ringmuskulatur gesondert, während sie bei *Dendrocoelum punctatum* teilweise von der Ringmuskulatur durchflochten wird — dann die Drüsenzone, innere Längsmuskelfasern, die am mächtigsten ausgebildete innere Ringmuskelfaserschicht; die beiden zuletzt genannten Schichten durchdringen einander, und Radialmuskelfasern durchsetzen das Bindegewebe und die Muskelschichten des Pharynx. Anbei gebe ich auch

[1] Jander (37), S. 157 ff. und 168 ff.

[2] Ebds. S. 172.

die Maße der einzelnen Schichten des Pharynx von *Dendrocoelum punctatum*, wie ich sie bei dem von mir beobachteten Tiere gefunden habe: *cil* 3,75 μ, Epithelialplatte 6 μ, *bm* 2,5 μ, *dm* ungefähr 10 μ, *rm* 56 μ, *lm* 32,5 μ, Bindegewebsschicht mit den Drüsengängen 182 μ, *lmi* + *rmi* 125 μ, innere Epithelschicht 15 μ.

Der Pharynx von *Dendrocoelum angarense* zeigt ganz dieselben Verhältnisse als der von *Dendr. punctatum*. Ich bemerkte nur, daß die äußere Ringmuskelschicht zwar mit der darauffolgenden (zweiten) Längsmuskelschicht gekreuzt ist, jedoch an manchen Stellen eine lokale Trennung beider Schichten sich zeigt. Die Querschnitte der Muskeln zeigen eine deutliche Differenzierung in eine dunklere Rindenschicht und eine hellere Markschicht. Für Untersuchung des Nervenplexus waren meine Präparate nicht geeignet. Das Innenepithel scheint ein gewöhnliches zu sein. Zu bemerken wäre noch, daß gegen die Pharynxbasis zu die einzelnen Muskelschichten abnehmen, besonders die zweite Längsmuskelfaserlage der Außenwand; die mit ihr kreuzende Ringmuskellage tritt erst in einiger Entfernung von der Pharynxbasis typisch auf. Jander hebt zwar ein solches Durchdringen dieser beiden äußeren Ring- und der zweiten Längsmuskelfaserschicht nicht eigens hervor; doch seine Fig. 28 auf Taf. XIV deutet ein ähnliches Verhalten an, wie ich es bei *D. angarense* beobachtet habe.

Jander gibt für *Dendrocoelum punctatum* Schleimdrüsen und Speicheldrüsen an und schreibt[1]: »Die Hauptausmündungsstelle der Schleimdrüsen wie der Speicheldrüsen ist der freie Rand des Pharynx. Von hier aus greifen die Mündungen der Speicheldrüsen nur auf den distalen Abschnitt der äußeren und der inneren Oberfläche über, während die Mündungen der Schleimdrüsen auf der inneren Oberfläche nur um ein weniges, auf der äußeren Oberfläche jedoch bis zum Grunde des Pharynx über sie hinausreichen.« Die nach außen mündenden Drüsengänge biegen nach Jander bei *D. punctatum* in rechtem Winkel aus ihrer Längsrichtung ab. — Bei *Dendrocoelum angarense* sind deutlich dreierlei Drüsenarten zu unterscheiden ganz wie bei *Planaria gonocephala*: cyanophile Drüsen mit dunklem und solche mit lichtblau gefärbtem Drüsensecret, und erythrophile Drüsen. Die cyanophilen Drüsen mit dem dunklen, kompakten Secret entsprechen den Schleimdrüsen Janders; sie haben breite Gänge; die Ausmündungsstelle jedoch ist ein schmales Röhrchen. Der Verbreitungsbezirk dieser cyanophilen Drüsen ist derselbe wie derjenige der Schleimdrüsen bei *Dendr. punc-*

[1] Jander (37), S. 169 u. 170.

tatum. An der Außenwand des Pharynx liegen die Ausmündungsgänge dicht nebeneinander, abwechselnd mit erythrophilen Drüsenausführungsgängen, deren Verbreitungsbezirk mit demjenigen der von JANDER beschriebenen Speicheldrüsen übereinstimmt. Am Innenrand der Pharynxlippe vor allem, aber auch ganz durch das Lumen des Pharynx aufwärts münden einzelne große, breite Drüsengänge mit dem lichtblauen Secret. Ich begegnete diesen auffallend großen Drüsengängen stets nur in der inneren Muskulatur des Pharynx; manchmal erweitern sich die Gänge zu ganzen Lacunen, so daß es mir den Eindruck machte, als wenn es sich um Speicherräume für das Secret handelte; möglicherweise könnten es auch Drüsen sein, deren Leiber im Pharynx selbst liegen; allein ich konnte nie Kerne beobachten. Die erythrophilen Drüsen, die abwechselnd mit den lichtblauen cyanophilen Drüsen an der Pharynxlippe münden, zeigen durchweg einen geringeren Grad der Färbung als die andern weiter nach außen hin ausmündenden dunkler gefärbten erythrophilen Drüsen, so daß es sich möglicherweise um zwei physiologisch sich verschieden verhaltende Gruppen erythrophiler Pharynxdrüsen handeln dürfte.

Darm. — Da das anatomische und histologische Verhalten des Darmes von *Planaria gonocephala* sich völlig mit der Beschreibung deckt, welche IIJIMA[1] vom Darm der *Pl. polychroa* gibt, so verweise ich hierfür auf die Arbeit IIJIMAS. Eine ganz unwahrscheinliche, wir können wohl sagen, irrtümliche Auffassung ist die Ansicht, daß die vielen Kugeln in den Körnerzellen des Darmes, deren massenhaftes Auftreten ich bei Tieren, welche 6 Wochen gehungert hatten, gerade so beobachtete, wie bei gefütterten Tieren, »Nahrungssubstanzen« seien, wie IIJIMA ausführt, und wir es mit »intracellulärer Verdauung« zu tun hätten. Gerade das hungernde Tier müßte doch diese Nahrungssubstanzen angreifen. Ich sehe vielmehr diese Kugeln mit KENNEL und HALLEZ für Produkte der Secretion an. Wir hätten es also mit einem Verdauungssecret zu tun, zumal diese Kugeln in ihrem Aussehen und Tinktionsvermögen dem Körnersecret der typischen erythrophilen Drüsen gleichen, aber nur bedeutend größer sind. Derselben Ansicht ist auch BÖHMIG[2]. Ob eine Membrana propria und Eigenmuskulatur beim Darm vorhanden sei, wie BÖHMIG[3] eine solche, bestehend aus Ring- und Längsfasern, für *Procerodes ohlini*, *Proc. ulvae* und *Sabussowia dioica*, konstatiert, konnte ich bei *Planaria gonocephala* nicht nachweisen.

[1] IIJIMA (39), S. 390 ff. [2] BÖHMIG (9), S. 407.
[3] BÖHMIG (9), S. 408.

Das Excretionssystem.

Das Excretionssystem von *Planaria gonocephala*, das ich speziell untersucht habe, lieferte überraschende Befunde. Ich stellte meine Untersuchungen an Querschnittserien mittelgroßer Tiere an, die ich über 6 Wochen hatte hungern lassen. Längsschnitte eigneten sich gar nicht für diesbezügliche Untersuchungen. Da die geschichtliche Entwicklung unsrer Kenntnis des Excretionssystems bereits IIJIMA kurz zusammengefaßt und WILHELMI speziell für das Excretionssystem der Süßwassertricladen die notwendigen Daten beigebracht hat, so verweise ich auf diese beiden Arbeiten[1].

Ich bemerke gleich hier, daß meine Resultate über die von WILHELMI beigebrachten hinausgehen, wie auch WILHELMIS Angaben über *Planaria alpina* u. *Planaria lactea* (*Dendrocoelum lacteum*) einer Korrektur bedürfen, wie sie bereits Dr. MICOLETZKY[2] in seinen vorläufigen Mitteilungen gegeben hat. Aus meinen und MICOLETZKYS Untersuchungen und den Bemerkungen BÖHMIGS[3] über die Excretionsorgane der marinen Tricladen ergeben sich interessante Vergleichungspunkte. BÖHMIG[4] schreibt in seinen Tricladenstudien: »Die marinen Tricladen unterscheiden sich von den paludicolen vornehmlich durch den Besitz ventral gelegener Excretionskanäle, welche den letzteren durchaus zu fehlen scheinen, da sie auch von WILHELMI[5] bei keiner der von ihm untersuchten fünf Formen aufgefunden werden konnten.« Meine Resultate bei *Planaria gonocephala* und MICOLETZKYS Ergebnisse bei *Planaria polychroa* zeigen jedoch, daß vielmehr auch die paludicolen Formen bezüglich des Besitzes ventraler Excretionskanäle mit den marinen Formen weitgehende Übereinstimmung darbieten.

Pl. gonocephala scheint bezüglich der Anzahl der Hauptexcretionskanäle ganz mit dem von MICOLETZKY[6], Fig. 2, schematisch dargestellten Excretionssystemtypus von *Pl. polychroa* übereinzustimmen. Denn dorsal konnte ich zwei Paar Hauptexcretionskanäle konstatieren, die, ziemlich dicht unter dem Hautmuskelschlauch liegend, vor den Augen beginnen und mannigfach gewundene Knäuel bildend, bis zum Hinterende verlaufen. Daß ventral ebenfalls Hauptkanäle vorhanden

[1] IIJIMA (39), S. 393 ff. und WILHELMI (95).
[2] MICOLETZKY (58), S. 707 ff.
[3] BÖHMIG (9), S. 439 ff.
[4] BÖHMIG (9) S. 442.
[5] Über WILHELMIS Befunde siehe weiter unten S. 328.
[6] MICOLETZKY (58), S. 706.

sind, ist unzweifelhaft; nur konnte ich deren Verlauf nicht durchaus verfolgen, auch nicht mit absoluter Sicherheit feststellen, ob ein oder zwei Paare ventraler Hauptkanäle vorhanden seien. Die Lage der von mir aufgefundenen Excretionsporen auf der Bauchseite scheinen jedoch ein ziemlich sicherer Beleg zu sein, daß ebenfalls 2 Paar ventraler Hauptkanäle vorhanden seien, deren medianes innerhalb, deren laterales außerhalb der Markstränge liegt. Die Knäuel waren auch ventral gut zu beobachten. Nie sah ich, daß etwa die ventralen Excretionskanäle mit den dorsalen kommunizierten, wenn auch einzelne dorsale Knäuelschlingen oft recht tief, bis $^2/_3$ ins Körperinnere hineinreichen. Daß die Hauptgefäße je einer Körperhälfte mitsammen kommunizieren, konnte ich an mehreren Stellen sicher beobachten; mit einiger Sicherheit jedoch nur kann ich sagen, daß die dorsalen, median gelegenen Hauptexcretionskanäle zwischen Mund und Geschlechtsöffnung durch zwei, die ventralen medianen Hauptkanäle hinter der Mundöffnung durch eine Anastomose verbunden seien. Eine »Art Netzwerk« vor und hinter den Augen, welche die meisten Forscher stereotyp für die verschiedensten Formen angeben, fand ich bei *Planaria gonocephala* nicht — außer man will die ziemlich zahlreichen Knäuelwindungen an dieser Stelle als »Netzwerk« bezeichnen.

Mit der Außenwelt stehen die Excretionskanäle mittels zahlreicher Poren in Verbindung. Ich sah sie zumeist mit einem Knäuel in Verbindung auftreten; doch habe ich Porenkanäle auch direkt aus dem Hauptstamme ohne zugehörige Knäuelbildung, bzw. weit vom Knäuel abgerückt, auftreten sehen, namentlich ventral, während Micoletzky[1] angibt, daß bei *Pl. polychroa* zu jedem Knäuel ein Porus gehöre; bei den übrigen von ihm untersuchten Formen, sagt er, »findet man zuweilen insofern ein abweichendes Verhalten, als die Poren von den Knäueln abgerückt sind und auch Poren ohne zugehörige Knäuel auftreten«. Wimperflammen, wie sie Wheeler bei *Syncoelidium pellucidum* beobachtet und Wimpertrichter, wie solche Lang für *Procerodes ulvae* und Iijima für *Planaria lactea* (*Dendrocoelum lacteum*) beschrieben hat, konnte ich trotz eingehender Beobachtung nicht finden. Kanäle sowohl wie Poren erscheinen scharf konturiert, besonders die Ventralporenkanäle. Ab und zu gabelt sich der ausführende Porenkanal, bevor er den Muskelschlauch durchsetzt, so daß ein Doppelporus entsteht. Der Porenkanal durchsetzt mit scharfer

[1] Micoletzky (58), S. 709.

Konturierung die Basalmembran und mündet, soviel ich sehen konnte, zwischen den Epithelzellen aus. Ampullenartige Anschwellungen des Porenkanals unterhalb der Basalmembran sind nicht selten zu beobachten. Die Anordnung der Ausmündungsstellen der Excretionsporen ist äußerst unregelmäßig, wie ein Blick auf das Schema, Taf. XXII, Fig. 2, zeigt. In diesem Schema habe ich die gegenseitigen Lageverhältnisse und die Verteilung der dorsalen (schwarze Kreise) und der ventralen Poren (rote Kreise) nach genauen Messungen an einem der von mir beobachteten Tiere dargestellt. Auf der rechten dorsalen Körperhälfte konnte ich unzweifelhaft 55 Poren, darunter drei Doppelporen, nachweisen, wovon 39 dem Bezirke des rechten dorsalen Lateralhauptexcretionskanals zuzurechnen sein dürften — mit Sicherheit ließen sich diese Verhältnisse nicht feststellen —, die andern 16 dem rechten dorsalen Medialhauptexcretionskanal; auch auf die linke dorsale Körperhälfte entfallen 55 Poren, unter welchen sich fünf Doppelporen befinden; dem Bezirk des linken dorsalen Lateralhauptexcretionskanals dürften ungefähr 35 Poren zuzuzählen sein, der Rest dem dorsalen Medialhauptexcretionskanal. Wir dürfen wohl mit ziemlicher Sicherheit sagen, daß die Excretionsporen dorsal auf der rechten und auf der linken Körperhälfte in gleicher Zahl — denn einige Schnitte der Serie waren nicht brauchbar, und an einigen Stellen blieb ich im Zweifel, ob ich es mit einem Excretionsporus zu tun hatte oder nicht —, jedoch keineswegs symmetrisch, noch viel weniger segmental angeordnet sind. Auf der Ventralseite zählte ich zwischen den Marksträngen 26 Poren, darunter zwei Doppelporen. Die ersten 10 der ventralen zu den medialen Hauptkanälen gehörigen Poren fand ich im Bezirk der Pharyngealtasche, weitere 11 im Bezirke des Geschlechtsapparates, die andern weiter hinten. Von diesen 26 Poren lagen 14 links, 12 rechts von der Medianlinie. Außerhalb der Markstränge, also lateral gelegen, fand ich ventral links einen einzigen Doppelporus, rechts 5 einfache Poren. Mithin konnte ich auf der gesamten Körperoberfläche 143 Excretionsporen konstatieren, eine Zahl, die weit hinter der Zahl der Excretionsporen von *Planaria polychroa* zurückbleibt, bei welcher Micoletzky 500 Poren fand. — Die Porenkanäle steigen bei *Pl. gonocephala* durchweg ziemlich steil, oft beinahe senkrecht gegen die Basalmembran, besonders auf der ventralen Seite, auf welcher die Porenkanäle auch ein engeres Lumen haben, als die auf der dorsalen Seite; auch stehen die ventralen Knäuel denen auf der Dorsalseite an Mächtigkeit bedeutend nach.

Vergleicht man mit diesen Befunden Micoletzkys, welcher

WILHELMIS[1] Resultate einer eingehenden Nachuntersuchung unterzogen hat, und mit meinen Mitteilungen, betreffend den Excretionsapparat von *Planaria gonocephala*, die Befunde WILHELMIS, so müssen wir gestehen, daß diese wohl nicht ganz zuverlässig sind. WILHELMI gibt zwar unter den Formen, die er bezüglich der Excretionsorgane untersucht hat, auch *Planaria gonocephala* an; allein wir finden in der ganzen Darstellung des Excretionssystems dieser Form, von der er außerdem einige Daten über die Zahl der Darmzipfel mitteilt, nur die folgenden Bemerkungen: »Meine Vermutung, bei der großen *Planaria gonocephala* besonders starke Gefäße anzutreffen, bestätigte sich nicht« und: »Überhaupt ist die Untersuchung bei *Planaria alpina*, bei *Pl. gonocephala* und ganz besonders bei *Polycelis nigra* erschwert durch die Pigmentierung und durch die Beschaffenheit des Mesenchyms«, was wir allerdings bestätigen können. (Darum empfiehlt es sich, die Tiere etliche Wochen hungern zu lassen, etwas um die Medianlinie bei der Konservierung gekrümmte mittelgroße Formen auszuwählen und an Querschnitten zu untersuchen. Ich habe die Tiere mit heißem Sublimat getötet und die Serien mit Hämatoxylin-Eosin gefärbt.) Ferner hat unsre *Planaria gonocephala* nach WILHELMI dorsal rechts und links zwei sich vielfach verzweigende und sich wieder vereinigende Hauptstämme, die sich hinter den Augen teilen. Im weiteren stellt dann WILHELMI[2] folgenden Satz auf: »Der von LANG für *Gunda* beschriebene, aber noch nicht streng bewiesene segmentale Bau der Excretionskanäle trifft auch für die Süßwassertricladen zu« und[3] »Die größte Übereinstimmung zeigen die Süßwassertricladen mit der marinen Triclade *Gunda segmentata*, indem Bau und Verlauf der Hauptstämme und die segmentale Anordnung der Knäuelbildungen und der dorsalen Ausmündungen gleich sind. Für die auf der Segmentierung von *Gunda* fußende Theorie LANGS, nach der sich die Anneliden (Hirudineen) von den Cölenteraten (Ctenophoren) durch Vermittlung der Turbellarien (*Gunda* ähnliche Tricladen) ableiten lassen (*Gunda* und Gonocöltheorie) – für diese Theorie ist mit dem Nachweis des segmentalen Baues des Excretionsgefäßsystems der Süßwassertricladen ein weiteres Belegmaterial geschaffen.« Allerdings, was den Verlauf der Hauptstämme betrifft, haben MICOLETZKYS Untersuchungen an *Planaria alpina* und *polychroa* und meine Befunde an *Pl. gonocephala* die Übereinstimmung zwischen maricolen und paludicolen Formen außer Zweifel

[1] WILHELMI (95).
[2] Ebd. S. 270.
[3] Ebd. S. 272.

gestellt; allein eine segmentale Anordnung des Excretionsgefäßsystems, welche schon IIJIMA[1] angezweifelt hat, die aber WILHELMI einfach den Süßwassertricladen zuerkennt, muß rundweg abgewiesen werden, und kann daher unmöglich als »weiteres Belegmaterial« für die Gonocöltheorie beigebracht werden.

Bezüglich des Aufbaues der Excretionskanäle tritt KENNEL[2] der Anschauung, daß es durchbohrte Zellen seien, entgegen. Auch ich pflichte KENNEL bei. Bei *Dendrocoelum punctatum* habe ich nämlich ab und zu auf Querschnitten der Hauptexcretionskanäle zwei Kerne auf demselben Querschnitt gesehen (siehe Taf. XXIII, Fig. 2 *ex*), so daß die Annahme, daß es sich doch vielleicht um nicht durchbohrte Zellen handelt, gerechtfertigt erscheint.

Das Nervensystem.

Bei meinen Untersuchungen über das Nervensystem von *Planaria gonocephala* muß ich fort und fort zu den Befunden IIJIMAS[3], der seinerseits wieder LANG[4] folgt, Stellung nehmen. Speziell lege ich meinen Ausführungen die eingehende Arbeit meines Lehrers BÖHMIG[5] zugrunde. Mir war es hauptsächlich darum zu tun, das Gehirn genau anatomisch abzugrenzen und den Bau desselben aufzuzeigen. Ich habe meine Befunde betreffs des Nervensystems von *Pl. gonocephala* in den beiden schematischen Figuren, Taf. XXII, Fig. 2 und 5, dargestellt, wodurch besser als mit Worten die betreffenden Verhältnisse veranschaulicht werden. Ich verweise also stets zum Vergleiche auf die betreffenden Figuren.

Eine Vereinigung der beiden hinteren Längsnervenstämme, wie sie IIJIMA für seine Formen beschreibt, entspricht nicht den Tatsachen; ich konnte die hinteren Längsnerven von *Pl. gonocephala* bis an das Hinterende verfolgen, wo sie sich allmählich verlieren. Für *Pl. polychroa* hat IIJIMA wenigstens 44 Commissuren gezählt, eine Zahl, die mit der Zahl der Commissuren der Markstränge von *Pl. gonocephala* ziemlich übereinstimmt, da ich bei derselben 47 gefunden habe; auch die Commissuren sind dort da und durch Anastomosen verbunden. Längsstämme und Quercommissuren stellen ein Strickleitersystem dar, welches individuell verschieden, bald mehr, bald

[1] IIJIMA (39), S. 399.
[2] KENNEL (43), S. 463.
[3] IIJIMA (39 u. 40).
[4] LANG (48 u. 49).
[5] BÖHMIG (9), S. 409—436.

weniger regelmäßig ist. Nach den Seiten zu gehen von den Längsstämmen Nervenstränge ab, die motorischen Seitennerven, deren Anordnung aber bei *Pl. gonocephala* keineswegs in der Mehrzahl der Fälle der der Commissuren entspricht, wie es nach IIJIMA bei *Pl. polychroa* der Fall ist. Vereinzelt konnte ich wahrnehmen, wie feine Nervenzweige ventralwärts von den Längsnervenstämmen zapfenartig abzweigen und sich im Hautmuskelschlauch verlieren. Dorsalwärts aufsteigende Nerven habe ich nur im Bereiche des Gehirnes beobachtet. Die Markstränge und ihre Abzweigungen zeigen nur äußerst selten Ganglienzellenbelag. IIJIMA berichtet[1], daß zwischen den Längsfasersträngen, welche zusammen einen Längsstamm bilden und den Stellen, wo die Commissuren und Seitennerven die Faserstränge der Längsstämme durchqueren, regelmäßig Substanzinseln auftreten. Ein ähnliches, nur nicht so deutlich wie bei *Planaria polychroa* ausgeprägtes Verhalten zeigt auch unsre *Planaria gonocephala.* Man erkennt zwar die einzelnen Faserstränge ganz gut, aber sie treten enger zusammen als bei *Pl. polychroa.* Die Stellen, an denen die Seitennerven und die Commissuren von den Marksträngen abgehen, glaubt IIJIMA als Ganglien bezeichnen zu dürfen und schließt das hauptsächlich aus der Punktsubstanz, durch welche diese Stellen besonders bei *Planaria polychroa* ausgezeichnet sind, obwohl Ganglienzellen nicht vorhanden sind. Die Punktsubstanz ist zwar bei *Pl. gonocephala* an den Abzweigungsstellen vorhanden, doch korrespondieren einander Commissuren und Seitennerven vielfach nicht. Ziemlich häufig drängen sich Drüsengänge und auch Muskelfasern, namentlich im Anteil des Gehirnes zwischen den Nervensträngen durch, eine Beobachtung, die der von IIJIMA berichteten Beobachtung, derzufolge die muskulösen Dorsoventralfasern durch die Substanzinseln, nie aber durch die eigentlichen Nervenzüge laufen sollen, widerspricht. Selbst Rhabditenbildungszellen habe ich zwischen die Nervenfasern eingelagert gefunden. IIJIMA[2] spricht von einer Art Plättchenbelag, einem »Neurilemm«, welches die in geringer Anzahl vorhandenen Nervenfasern der Längsstämme bei den Tricladen umhüllen soll; zwischen diesen Plättchen sollen kleinere und größere, wahrscheinlich mit Flüssigkeit gefüllte Zwischenräume vorhanden sein. Ich habe nichts von alledem bei *Pl. gonocephala* entdecken können.

Hinsichtlich des Centralnervensystems von *Planaria gonocephala*, bemerkt IIJIMA[3], ist zuerst zu bemerken, »daß sich dasselbe von dem

[1] IIJIMA (39), S. 429 ff. [2] IIJIMA (39), S. 429.

[3] IIJIMA (40), S. 350.

der *Planaria polychroa* gar nicht unterscheidet«, was sich allerdings als ein Irrtum herausstellt, wenn wir MICOLETZKYS[1] eingehenden Bericht über das Gehirn von *Planaria polychroa* mit meinen Untersuchungsergebnissen am Gehirn von *Pl. gonocephala* vergleichen. Ich muß also zunächst kurz die Ansicht IIJIMAS über das Gehirn von *Pl. polychroa* und ebenso MICOLETZKYS Befunde über das Gehirn von *Pl. polychroa* skizzieren, bevor ich eine eingehende Schilderung der von mir beobachteten Verhältnisse für *Pl. gonocephala* gebe, wobei ich Gelegenheit habe speziell die Tricladenstudien BÖHMIGS zum Vergleich herbeizuziehen. IIJIMA schreibt[2]: »Was ich bei *Pl. polychroa* als Gehirn[3] bezeichne, ist überhaupt nichts als der vor den Ovarien liegende verdickte Teil der Längsnervenstämme . . . die beiden Seitenstämme konvergieren nach der Medianlinie und kommen kurz hinter den Augen bis fast zur Berührung zusammen. Wir können wohl sagen, daß die beiden Stämme hier endigen.« Dann hebt IIJIMA hervor, daß vorn einige Nervenzüge abzweigen, die »vorderen Längsnerven«, welche nach LANGS Angabe direkte Fortsetzungen der »hinteren Längsnerven« sind. Im Vorderteil des Gehirns werden »mächtige Faserzüge« erwähnt, die zusammen »die Gehirncommissur« bilden. Andre Commissuren hat IIJIMA nicht gefunden. Die Gehirnregion läßt IIJIMA durch das Auftreten der sogenannten »Sinnesnerven« und den »Ganglienzellenbelag«, durch welchen besonders die Sinnesnerven ausgezeichnet sind, bestimmt sein. Weiter betont IIJIMA, »daß die Quercommissur und die Seitennerven von dem u n t e r e n Teil der Ganglien ausgehen . . . während die Sinnesnerven von dem o b e r e n Teil der Ganglien austreten«, ein Verhalten, auf welches ich noch speziell hinweisen werde. »Wie die Sehnerven von dem Gehirn abgehen, konnte er nie mit Sicherheit feststellen.« In seinem späteren ergänzenden Bericht[4] teilt IIJIMA mit, daß er bei *Pl. gonocephala* jederseits etwa 20 Sinnesnerven gefunden habe, eine Zahl, die nach meinen Beobachtungen zu hoch gegriffen ist, die sich aber ganz gut dadurch erklären läßt, daß IIJIMA die motorischen Nerven ebenfalls als Sinnesnerven angesehen hat. Weiter bemerkt er[5],

[1] MICOLETZKY (58), S. 702 ff. und Fig. 1 auf S. 704.

[2] IIJIMA (39), S. 432 ff.

[3] O. SCHMIDT (72), S. 27 berichtet über *Pl. gonocephala* kurz nur von zwei »ansehnlichen Gehirnknoten, von denen, wie von den beiden starken Seitennerven zahlreiche Nervenzweigelchen abgehen«, und von einer »doppelten Commissur der Gehirnganglien«, welche den Darmblindsack umschließen sollen.

[4] IIJIMA (40), S. 350.

[5] IIJIMA (40), S. 356.

bezugnehmend auf das Gehirn von *Gunda*: »Der größere Teil der Längsnerven trägt zur Bildung des Gehirns bei; ein kleinerer, unten liegender Teil davon setzt sich weiter nach vorn (*t*, Fig. 10, 12, 13), getrennt von der Gehirnbasis durch einen mit Ganglienzellen besetzten Raum fort, um jenen Nerv zu bilden, den wir als vorderen Längsnerv zu bezeichnen pflegen (*vln*, Fig. 13). Einige Quercommissuren, die von der Gehirncommissur durch die Ausführungsgänge der Schleimdrüsen getrennt liegen, verbinden die beiden Fortsetzungen (*t*), welche auch einige Seitennerven abgeben. An vereinzelten Stellen habe ich die Verschmelzung der vorderen Längsnerven mit darauf liegenden Gehirnlappen oder Sinnesnerven beobachtet. Aus dem oben Gesagten geht hervor, daß das Nervensystem von *Gunda* ganz dieselben Verhältnisse darbietet, wie wir sie besonders bei Süßwassertricladen mit zweilappigem Gehirn gesehen haben. Ein bemerkenswerter Unterschied liegt nur darin, daß bei den letzteren jene vordere Fortsetzung des hinteren Längsnervenstammes (*t*) mit der Gehirnbasis vollständig verschmolzen ist.« Hierzu bemerke ich sogleich, daß dieser Unterschied meinen Beobachtungen zufolge nicht vorhanden ist. Vielmehr ist dieser Nerv — Iijima nennt ihn *t*, Böhmig bezeichnet ihn mit *α* — bei *Planaria gonocephala* nachweisbar; nur scheint er manchmal ganz mit der Gehirnbasis verschmolzen. Ferner meint Iijima[1]: »Wir wissen noch zuwenig über den Verlauf dieser oder jener Faserzüge, um sie als sensorielle oder motorische Commissuren angeben zu können«, und hebt als merkwürdige Tatsache hervor, daß der Augennerv von einer nicht rein sensoriellen Partie des Gehirns ausgehen soll. Große Bedeutung legt Iijima der »Substanzinsel« bei, die allerdings im Gehirn von *Planaria abscissa* und *Gunda ulvae* eine größere anatomische Rolle spielt, die ich aber bei *Pl. gonocephala* nur andeutungsweise erkennen konnte. Die verschiedenen Faserzüge und Quercommissuren, welche Iijima für das Gehirn von *Pl. abscissa* und *Gunda ulvae* beschreibt, lassen sich kaum sicher mit den nach meinen Untersuchungen am Gehirn von *Pl. gonocephala* gewonnenen Resultaten vergleichen, da die Verhältnisse sich sehr abweichend gestalten, wohl aber mit Micoletzkys[2] Untersuchungsresultaten am Gehirn der *Pl. polychroa*. Diesen zufolge beteiligen sich an der Bildung des Gehirns drei Ganglienpaare. Als ein Ganglienpaar bezeichnet Micoletzky mit gutem Recht jenen Teil des Gehirns, dem eine Commissur mit entsprechend zugeordneten lateralen und dorsalen Nervenpaaren entspricht. An

[1] Iijima (40), S. 355.

[2] Micoletzky (58), S. 703 ff.

der Vorderfläche des Gehirns treten bei *Pl. polychroa* fünf Nervenpaare auf (*N1–v*), dergestalt, daß *N1* nur die direkte Fortsetzung der vorderen Längsnerven *α* darstellen. Außerdem kommen bei *Pl. polychroa* noch besondere Seitensinnesnerven vor (*snl*), im ganzen 14 Paare, »von denen die drei ersten dem als Gehirn angesprochenen Abschnitt angehören«. Als Beginn des Gehirns rechnet MICOLETZKY, dem Beispiele und der Begründung BÖHMIGS folgend, den Ursprung der vorderen Längsnerven (*α*).

Meine Befunde, betreffend das Gehirn von *Planaria gonocephala*, stützen entschieden die Ansicht BÖHMIGS, welche er in seinen Tricladenstudien über die morphologische Abgrenzung des Gehirns für mehrere marine Tricladen vorbringt, wie auch die auf BÖHMIGS Untersuchungen basierenden Befunde MICOLETZKYS. Auf den ersten Blick scheint das Gehirn von *Pl. gonocephala* nichts andres zu sein als die keulenförmigen, durch mehrere Quercommissuren verbundenen Verdickungen der Markstränge; es ist beinahe durchweg durch reichlichen Ganglienzellenbelag gegenüber den Marksträngen ausgezeichnet. Wie meine an BÖHMIG sich anschließenden Untersuchungen zeigen, bestätigt sich folgender Ausspruch BÖHMIGS[1]: »Der Prozeß der Gliederung des Gehirnes in diskrete Ganglien scheint bei manchen paludicolen Formen, *Planaria polychroa*, *gonocephala*, fortgeschritten zu sein«; denn für *Planaria gonocephala* habe ich acht Ganglienpaare nachweisen können, während *Pl. polychroa* nach MICOLETZKY nur drei Ganglienpaare aufweist, ein Verhalten, wie es die von BÖHMIG beschriebenen marinen Formen aufweisen[2]. Die »dorsale oder vordere Commissur«, welche BÖHMIG für *Procerodes ulvae* beschrieben hat (von ihm mit *cda* bezeichnet), fehlt unsrer *Planaria gonocephala*; wohl aber werden die beiden Gehirnhälften durch eine starke, breite Faserbrücke (siehe Taf. XXII, Fig. 5 *cda*) verbunden. In dieser Faserbrücke verlaufen drei Faserzüge, in deren hinterstem, soviel ich sehen konnte, ein Teil der Fasern des Augennervs verläuft. Auf die Faserbrücke folgen sechs Commissuren (cm^{1}–^{5} und *cp*), welche die dorsalen Partien der Gehirnhälften verbinden, während drei ventrale, dünne Commissuren ($c\alpha^{1}$–$c\alpha^{3}$) die beiderseitigen, ventral gelegenen vorderen Längsnerven *α* verbinden, und zwar $c\alpha^{1}$ unterhalb der Faserbrücke, $c\alpha^{2}$ unterhalb der vierten und $c\alpha^{3}$ unterhalb der fünften dorsalen Commissur.

[1] BÖHMIG (9), S. 430.

[2] Bezüglich der historischen Daten über die allmählich aufstrebende und immer mehr ins Detail gehende Kenntnis des Nervensystems verweise ich auf v. GRAFF (31), S. 117 ff.

Die vorderen Längsnerven α liegen der Gehirnbasis dicht an, und es ist oft schwer ihren Verlauf zu verfolgen, indem sie durch zahlreiche Anastomosen mit dem Gehirn verkittet erscheinen. Mit ziemlicher Sicherheit konnte ich wahrnehmen, daß die Nerven α im Bereiche der sechsten dorsalen Gehirncommissur (*cp*) ihren Ausgangspunkt nehmen, jedenfalls nicht weiter vorn, indem gerade hier auch das letzte der acht doppelwurzelig entspringenden (motorischen) Nervenpaare (Ncl^8) abzweigt und die weiter nach rückwärts abzweigenden Lateralnerven nicht mehr ausgesprochenen sensoriellen Charakter haben, da sie des Ganglienzellenbelages so ziemlich entbehren, während die nach vorn zu liegenden, einwurzelig abzweigenden Lateralnerven sich durch ihren verhältnismäßig reichen Ganglienzellenbelag als sensorielle Nerven ausweisen. Nur der unzweifelhaft als Sinnesnerv zu beanspruchende Sehnerv entbehrt eigentümlicherweise jedes Ganglienzellenbelages. Der Auffassung Böhmigs[1], »daß es sich bis zu einem gewissen Grade rechtfertigen läßt von einem dorsalen sensoriellen und einem ventralen motorischen Abschnitt zu sprechen«, pflichte ich bei, indem ich speziell auf die Doppelwurzeligkeit der lateralen Nerven verweise; sicherlich aber werden auch die zahlreichen von den Marksträngen abzweigenden Lateralnerven, gemeinhin als »motorische Nerven« charakterisiert, eine beträchtliche Zahl von sensoriellen Fasern mit sich führen, welche die zahlreichen Sinneszellen zu versorgen haben. Hier, wo der Nerv α, den ich speziell als motorischen Abschnitt des Gehirnes in Anspruch nehmen möchte, wovon noch weiter unten die Rede sein wird, von den hinteren Längsstämmen abgeht, wäre nach Böhmigs Auffassung[2] die anatomische Grenze zwischen Gehirn und Marksträngen zu suchen, die in unserm Falle mit dem von Iijima[3] und von Graff[4] aufgestellten Kriterium, daß nämlich das Gehirn so weit reiche, als außer den Seitennerven noch Sinnesnerven abzweigen, zusammenfällt, während z. B. bei *Pl. polychroa* — wenn anders die von Böhmig zuerst aufgestellte und von Micoletzky und mir aufgegriffene Anschauung, daß der Ursprung der vorderen Längsnerven α die morphologische Grenze zwischen Gehirn und hinteren Längsnerven bilde[5], sich bewahrheiten sollte — eine

[1] Böhmig (9), S. 432.

[2] Böhmig (9), besonders S. 432 ff.

[3] Iijima (39), S. 433.

[4] v. Graff (31), S. 125.

[5] Ich muß bezüglich meiner Anschauung über die morphologische Grenze des Gehirnes betonen, daß ich es immerhin für w a h r s c h e i n l i c h halte,

Menge sensorieller Nerven als nicht dem Gehirn zugehörig bezeichnet werden müssen. Der Nerv α entsendet ventral zahlreiche zapfenförmige Fortsätze in den ventralen Nervenplexus, wodurch die Kommunikation zwischen Centralorgan und Hautnerven hergestellt wird, so daß mir die Vermutung kam, es könnte der Nerv α vielleicht als sekundäre Abzweigung des Gehirns aufgefaßt werden, welches seinerseits ursprünglich als primitive, einfache Anschwellung der Markstränge sich allmählich differenziert hat, und zwar nach dem Prinzip der Arbeitsteilung und Anpassung, so daß ein Teil des ursprünglich einfachen, knotigen Gehirnes die Funktion motorischer und ein andrer die Funktion speziell sensitiver Nerven übernahm. Der Nerv α würde also gewissermaßen das motorische Centrum darstellen, während der dorsal gelegene, an Masse bedeutend überwiegende Teil als sensorielles Centrum fungieren würde. Die sensoriellen Partien wären demnach hauptsächlich ins Gehirn verlegt, von wo aus der ganze Körper auf der Bahn der Gehirnsinnesnerven und auch der Markstränge und ihrer Abzweigungen mit sensitiven Nerven versorgt würde, während die hinteren Längsnerven (Markstränge) eine größere Selbständigkeit, als motorische Nerven hauptsächlich, erlangt, bzw. bewahrt hätten. Da die Aurikeln sich sowohl durch außerordentliche Beweglichkeit, wie auch durch große Sensibilität auszeichnen, so ist klar, daß sie sowohl vom sensoriellen, wie vom motorischen Centrum aus in besonderer Weise innerviert werden. Darum sind auch die

daß die Abzweigungsstelle des vorderen Längsnervenpaares (α) einen Anhaltspunkt geben dürfte. Jedoch die Begründung BÖHMIGS (9), S. 435, wonach das Tricladengehirn von dem Acölengehirn in der Weise abzuleiten sei, »daß eine Verlagerung des (Acölen-)Gehirnes in caudader und ventraler Richtung statthatte, durch welche die Knickung der Nerven bedingt wurde; und daß weiterhin eine sekundäre Verbindung der ventralen Nerven mit den hinteren Gehirnpartien eintrat; und daß sie allmählich die ursprüngliche an Mächtigkeit übertraf und die Sonderung dieser Nerven in die vorderen und die hinteren Längsstämme bedingte, von denen die letzteren in fortschreitender Anpassung an die Lebensweise zu dem wurden, was sie jetzt sind, zu Teilen des centralen Nervensystems«, scheint mir ein wenig zu gewagt, da sich meines Erachtens kein stichhaltiger Grund angeben läßt, warum eine solche Verlagerung des Gehirnes der Acoela in caudader und ventraler Richtung hätte stattfinden sollen. BÖHMIG stützt seine Ansicht darauf, daß die Nerven N_I und N_{II} jeder Seite sich zu einem gemeinsamen Stamme, der von der vorderen Fläche des Gehirnes ausgeht, bzw. sich hier in dasselbe einsenkt, vereinigen, was ich für *Planaria gonocephala* nicht nachweisen konnte. Auch in den bereits angezogenen vorläufigen Mitteilungen MICOLETZKYS finde ich keine Andeutung über eine derartige Vereinigung der Nerven N_I und N_{II} bei *Pl. polychroa.*

lateralen Nerven (*Ncl*^{1}—*Ncl*^{8}) zweiwurzelig, indem sie durch die ventrale Wurzel (*wa*, Taf. XXI, Fig. 2) von α her mit motorischen, durch die dorsale Wurzel (*ws*) vom Sinnescentrum her mit sensoriellen Fasern versorgt werden. Ebenso stehen die Markstränge in direkter Verbindung mit beiden Centren des Gehirns.

Der vorderste Gehirnteil mit seiner mächtigen Faserbrücke und den drei nach vorn sich abzweigenden mächtigen, mit dichtem Ganglienzellenbelag ausgezeichneten Nervenpaaren *NI—NIII* und den beiden lateralen Nervenpaaren *NIV* und *NV* nimmt eine ziemlich selbständige Stellung gegenüber den hinteren Partien des Gehirnes ein. *NI* ist am ventralsten, *NIII* am dorsalsten gelegen. Commissuren zwischen diesen Nervenpaaren konnte ich nicht nachweisen. Ich betrachte diesen durch die Faserbrücke verschmolzenen Gehirnbezirk als das erste Ganglienpaar, dem außer den fünf bereits erwähnten Sinnesnervenpaaren *NI—NV* noch das erste doppelwurzelige Seitennervenpaar *Ncl*^{1}, das seinerseits der ersten Commissur des Nerven α ($c\alpha^1$), bzw. der Faserbrücke (*cda*) entspricht, und das allerdings von der Commissur $c\alpha^1$ etwas caudad abgerückte erste Dorsalnervenpaar *Ncd*^{1} angehören. An dieses erste und mächtigste Gehirnganglienpaar reihen sich noch sieben weitere in caudader Richtung aneinander, so daß das Gehirn unsrer *Planaria* aus acht Gehirnganglienpaaren gebildet erscheint, wenn anders mein Kriterium, daß jeder Gehirnbezirk, zu welchem eine Commissur und je ein doppelwurzeliges Seitennervenpaar und je ein Dorsalnervenpaar gehört, als ein Ganglienpaar in Anspruch zu nehmen sei, richtig ist. Ein Blick auf unser Gehirnschema (Taf. XXII, Fig. 5) zeigt, daß sich das aufgestellte Kriterium für *Planaria gonocephala* bewahrheitet. Zum zweiten Ganglienpaar, durch die erste dorsale Gehirncommissur c^1 verbunden, gehören die Sehnerven *Nopt* als dorsales Nervenpaar und das etwas caudad abgerückte zweite Seitennervenpaar *Ncl*^{6}. Dem sechsten und siebenten Seitennervenpaar *Ncl*^{6} und *Ncl*^{7} entspricht eine gemeinsame, aber dafür um so breitere Commissur, und außerdem dem Nervenpaar *Ncl*^{5} und *Ncl*^{6} je eine ventrale Commissur der vorderen Längsnerven, nämlich $c\alpha^2$ und $c\alpha^3$. Auch das siebente Dorsalnervenpaar erscheint etwas caudad von dem ihm zugehörigen Seitennervenpaar abgerückt.

Die an das Gehirn sich anschließenden Markstränge verlaufen bis zum Schwanzende, sich immer mehr verjüngend. Iijima berichtet, daß die beiden Längsstämme bei *Pl. polychroa* ineinander übergehen sollen. Bei *Pl. gonocephala* ist es entschieden nicht der Fall. Hier tritt nur die letzte Commissur c^{47} sehr mächtig auf, was vielleicht

auch bei der verwandten *Planaria polychroa* der Fall sein dürfte und IIJIMA zu seiner Ansicht gebracht hat. Von der Gehirngrenze an bis zum Schwanzende konnte ich im ganzen 47 Commissuren von verschiedenem Kaliber zählen. Die Commissuren c^2, c^4, c^5, c^6, c^{13}, c^{26} und c^{47} zeichnen sich durch ein besonders starkes Kaliber aus. Die Commissur c^{47} mag der »bogenförmigen Commissur« entsprechen, welche BÖHMIG bei *Procerodes segmentata*, *Sabussowia*, *Cercyra*, *Uteriporus* beobachtet hat und von welcher LANG für *Procerodes segmentata* irrtümlich sagt, daß in ihr die beiden Längsstämme ineinander übergehen und endigen. Die Lateralnerven, welche vom Strickleitersystem der Längsstämme abzweigen, entsprechen durchaus nicht den Commissuren, sind auch nicht symmetrisch auf beide Körperhälften verteilt. In der rechten Körperhälfte zählte ich 51, in der linken 64 Lateralnerven. Sie sind sämtlich einwurzelig und verjüngen sich gegen die Seitenränder zu, und treten, soviel ich sehen konnte, in den seitlichen Hautnervenplexus ein, welcher bei *Planaria gonocephala* mächtig ausgebildet ist, bei den Süßwasser- und Landformen überhaupt mächtiger als bei den marinen Formen.

Die *Planaria gonocephala* würde demnach im Vergleiche zu den marinen Formen und zur *Planaria polychroa* die in bezug auf die Differenzierung des Gehirnes am weitesten fortgeschrittene Triclade darstellen, soweit nämlich unsre bisherige Kenntnis des Tricladengehirnes reicht.

Sinnesorgane.

Im Epithel der *Planaria gonocephala* fallen eigenartig differenzierte, große Zellen auf, die ohne Zweifel als Sinneszellen zu deuten sind. BÖHMIG[1] hat seinerzeit auf diese Zellen aufmerksam gemacht, hat aber seine erste Anschauung in seinen Tricladenstudien[2] berichtigt und ergänzt. Die Sinneszellen unsrer *Planaria* ähneln stark den Sinneszellen von *Procerodes ulvae*, die BÖHMIG ebenfalls in seinen Tricladenstudien beschreibt und abbildet. Da ich vorläufig keine weitergehenden Details feststellen konnte, so verweise ich einfach auf BÖHMIGS Angaben. Nur bezüglich der Anordnung der Sinneszellen bei *Planaria gonocephala*, für welche BÖHMIG auf die Notwendigkeit weiterer Untersuchungen verweist, kann ich nach meinen Beobachtungen an einem äußerst günstigen Sublimat-Hämatoxylin-Eosinpräparat folgende Angaben machen: Ich habe im ganzen 280 Sinneszellen beobachtet,

[1] BÖHMIG (5), S. 488.

[2] S. 379 und Taf. XII, Fig. 5 u. 5 *a*.

deren Anordnung und Lageverhältnis im Schema, Taf. XXII, Fig. 2, leicht zu übersehen ist; 128 Sinneszellen liegen auf der rechten, 152 auf der linken dorsalen Körperhälfte. Ich habe die Zellen dorsal meist einzeln oder zu mehreren, aber nie mehr als drei bis vier unmittelbar nebeneinander, angetroffen. Ein einziges Mal sah ich an einem Exemplar eine Sinneszelle auf der ventralen Seite. Die weitaus größte Zahl dieser Sinneszellen liegt ganz lateral; nur vereinzelt sah ich die eine oder andre mehr der Medianlinie zu liegend. Die Sinneszellen sind unregelmäßig von der Kopf- bis zur Schwanzregion angeordnet, liegen durchaus nicht symmetrisch rechts und links von der Medianlinie und wechseln sehr an Größe. Die Sinneszellen sind in Gruben zwischen den Deckzellen eingesenkt, dürften aber vermutlich durch Muskeltätigkeit emporgehoben werden können.

Über die physiologische Bedeutung dieser Sinneszellen lassen sich nach dem heutigen Stand unsrer Kenntnis lediglich nur Vermutungen aufstellen.

Ich wende mich nun dem Auge unsrer *Planaria gonocephala* zu. Bezüglich eines guten ausführlichen, geschichtlichen Überblickes über unsre allmählich sich erweiternde Kenntnis des Turbellarienauges verweise ich auf Jänichen[1], v. Graff[2] und Hesse[3]. Als grundlegend für meine Untersuchungen gilt die vorzügliche Arbeit Hesses, in der uns Resultate mitgeteilt werden, welche weit über die Befunde seiner Vorgänger hinausgehen, und dieselben in vielen Punkten berichtigen und ergänzen. Hesse stellt das Auge der *Planaria gonocephala* als dritten Typus des Tricladenauges dem Auge der *Planaria torva* als erstem und dem Auge der *Pl. lactea* (*Dendrocoelum lacteum*) als zweitem Typus an die Seite, indem er die Differenzierung des lichtpercipierenden, in den Pigmentbecher hineinragenden Apparates als Unterscheidungsmerkmal aufstellt. Meine Untersuchungen bestätigen im allgemeinen Hesses Befunde vollauf; es gelang mir aber, noch einige Details bezüglich der Sehkolben von *Pl. gonocephala* zu finden. Auf die Differenzierung der Sehkolben des Auges von *Pl. gonocephala* hat seinerzeit schon Böhmig[4] hingewiesen. Die Sehkolben des *Planaria gonocephala*-Auges, deren Zahl Hesse auf 150—200 angibt, sind trichter- bzw. keulenförmig, von fibrillärem Bau, mit einem schmalen, dunkler gefärbten Kappensaum, der sogenannten Stiftchenzone.

[1] Jänichen (38).

[2] v. Graff (28 u. 31).

[3] Hesse (36).

[4] Böhmig (5), S. 485.

Bei starker Vergrößerung hat ein median getroffener Sehkolben ein fächerförmiges Ansehen. Man sieht die palisadenförmig angeordneten Stiftchen mit lichteren Zwischenstreifen abwechseln, die nichts andres sind, als die homogene Zwischensubstanz, in welche die Stiftchen eingebettet sind. Jedes Stiftchen zieht sich in ein Fäserchen aus; diese vereinigen sich am basalen Ende des Sehkolbens zu einem dicken Strang, ein Verhalten, wie es HESSE analog auch für den Typus des *Planaria torva*- und *Dendrocoelum lacteum*-Auges schildert. Zu jedem Sehkolben, dessen Stiel durch die Öffnungen der wasserhellen, basalen Verschlußmembran[1] des Pigmentbechers austritt, gehört einer der unmittelbar außerhalb der Membran liegenden Kerne. Dort, wo der Kern liegt, knickt die Faser ab, um in einem mehr oder weniger stumpfen, ja selbst rechten, sogar spitzen Winkel ventralwärts und zugleich medianwärts nach hinten zum Gehirn zu verlaufen. Der Pigmentbecher ist aus mehreren Zellen gebildet, deren ansehnliche Kerne an die Außenfläche des Bechers gerückt sind. Ob die kernlose Sieblamelle, durch welche die Sehzellen eintreten, von den benachbarten Pigmentzellen, deren unmittelbare Fortsetzung sie zu sein scheint, oder aber von dem angrenzenden Bindegewebe abstammt, vermag nur die Entwicklungsgeschichte mit Sicherheit zu entscheiden; der Augenschein spricht, wie auch JÄNICHEN und VON GRAFF betonen, für die erstere Möglichkeit. Auch BÖHMIG ist derselben Ansicht[2].

Die Sehkolben zeigen ein etwas verschiedenes Bild, je nachdem dieselben mit Sublimat-Hämatoxylin-Eosin oder mit Chrom-Osmium und Eisenhämatoxylin behandelt werden. Die Sublimatpräparate zeigen eine weiter gehende, schärfere Differenzierung als die Osmiumpräparate (siehe Taf. XXI, Fig. 3 und 4). Meine Befunde am Sehkolben von *Planaria gonocephala* decken sich so ziemlich mit dem, was BÖHMIG in seinen jüngsten Tricladenstudien[3] über die Differenzierung des Sehkolbens von *Procerodes ohlini* mitgeteilt hat. Neurofibrillenschicht (*nf*) und Sehstiftchenschicht (*sti*) sind deutlich zu unterscheiden. Das Sehstiftchen selbst läßt (sehr deutlich beim Sublimatpräparat, Fig. 3, aber hinlänglich auch beim Osmiumpräparat, Fig. 4)

[1] HESSE (36), S. 577, hat das Vorhandensein einer solchen Membran direkt in Abrede gestellt. Allein meine Befunde bestätigen vollauf die Angaben JÄNICHENS [(38), S. 265], SCHNEIDERS [(73), S. 303], BÖHMIGS [(9), S. 436 ff.] und v. GRAFFS [(31), S. 139 u. 140], welche alle das Vorhandensein einer »vorderen Augenmembran«, einer »Sieblamelle«, einer »Cornealmembran« teils direkt für *Planaria gonocephala*, teils für andre Formen bezeugen.

[2] BÖHMIG (9), S. 436 ff.

[3] BÖHMIG (9), S. 438 ff.

eine Differenzierung in das Außenstück (*stia*), in das eigentliche Stiftchen (*stii*), in das Verbindungsstück (*vst*) und in das Wurzelstück (*wst*), an welchem die Neurofibrille (*nf*) inseriert, erkennen. Die Grundsubstanz des Sehkolbens ist besonders am Osmiumpräparat gut zu erkennen. Die Stiftchen färben sich am dunkelsten. In Chrom-Osmiumpräparaten fand ich auch den Sehkolbenstiel, der in Sublimat-Hämatoxylin-Eosinpräparaten im Querschnitt einen ähnlichen Anblick bietet wie ein Muskelquerschnitt, eigenartig dunkel bis schwärzlich gefärbt; überhaupt scheint das Chrom-Osmium die fibrilläre Struktur zu zerstören und die Stiftchen zusammen zu ziehen; das Wurzelstück erscheint ganz reduziert.

Die dem Gehirn zugehenden centripetalen Fasern der Sehzellen haben keinen Ganglienzellenbelag. Die Einmündungsstelle der Sehnerven ins Gehirn ist aus dem Schema, Taf. XXII, Fig. 5, ersichtlich. Nach meinen Beobachtungen gehören die Augennerven von *Planaria gonocephala* dem zweiten vorderen Gehirnganglienpaar an. Noch lange kann man die gewaltigen Faserzüge der Sehnerven von ihrem Eintritt ins Gehirn an verfolgen, wie sie sich allmählich in die Centralmasse des Gehirns einsenken und sich nach hinten zu verlieren, während ein Teil dieses Faserstranges in die entsprechende Gehirncommissur abzweigt, so daß die Sehnervenstränge beider Augen durch eine Faserbrücke verbunden erscheinen.

Den Befunden jedoch, welche SCHNEIDER[1] in seinem Lehrbuch der Histologie über das *Planaria gonocephala*-Auge mitteilt, muß ich entschieden entgegentreten. Die Fig. 320, in welcher SCHNEIDER auf S. 303 einen Sehkolben unsrer *Planaria* darstellt, entstammt offenbar einem schlechten Präparate, da auch ich an schlecht konservierten Individuen ähnliche verquollene und deformierte Gebilde beobachten konnte, während gut erhaltene, sowohl Chrom-Osmium- wie auch Sublimatpräparate so ziemlich übereinstimmende Bilder lieferten, wie ich sie für *Pl. gonocephala* auf Taf. XXI, Fig. 3 und 4, darstellte. Daß der in den Sehkolben eintretende, von SCHNEIDER »Neurofibrillenbündel« benannte Teil der Sehzelle »kein völlig homogenes Gebilde« sei, sondern sowohl aus dicht gelagerten Fibrillen als auch aus Gliafasern bestehe, entspricht allerdings den Tatsachen; allein, daß diese »am Endkolben sich trennen und um dessen proximalen Bereich ein zierliches Endkörbchen bilden, das aus dichotom sich auflösenden Fibrillen besteht, die äußerst fein auslaufen und am distalen Kolbenabschnitt

[1] SCHNEIDER (73), S. 301 ff.

sich verlieren«, ist ein Verhalten, wie es schlecht konserviertes Material zeigt. Hüllzellen der Sehkolben, deren Bestehen SCHNEIDER als zweifelhaft hinstellt, konnte ich nicht finden. SCHNEIDER spricht auch von einem zarten Gewebe, dem »Hüllgewebe«, welches saumartig als »schmale, helle Scheiden« die Sehkolben umgeben soll. Was SCHNEIDER also deutet, sind wohl nur die Reste der gallertartigen Substanz, in welche, wie v. GRAFF für die Landtricladenaugen ausführt, die Sehkolben eingebettet sind, die ihrerseits nach dem Prinzip »einen möglichst kleinen Raum« — JÄNICHEN hat das Lumen des Augenbechers der Länge nach mit 0,06—0,1 mm bestimmt; ich habe einmal 0,215 mm gefunden — »möglichst gut auszunützen« in drei bis vier Etagen übereinander gelagert sind.

Geschlechtsapparat.

Obgleich die anatomisch-histologischen Verhältnisse des Geschlechtsapparates bei *Planaria gonocephala* im großen und ganzen mit den von IIJIMA über *Planaria polychroa* mitgeteilten Befunden[1] übereinstimmen, so ergeben sich doch fort und fort kleine Abweichungen, so daß ich es für besser erachtete eine vollständige Beschreibung des Geschlechtsapparates von *Pl. gonocephala* zu geben und dabei von Fall zu Fall auf Abweichungen von der *Pl. polychroa* hinzuweisen und O. SCHMIDTS[2] für den damaligen Stand der Untersuchungsmethode staunenswerte Mitteilungen über den Geschlechtsapparat unsrer *Planaria* zu berücksichtigen. Ich gebe die Beschreibung an der Hand der beiden Schemata, Taf. XXI, Fig. 8 und 9. Das Schema (Fig. 9) bezieht sich auf eine kleine Varietät der *Planaria gonocephala*; sie stammt aus Kislowódsk im Kaukasus.

Das Atrium genitale. — Durch die Geschlechtsöffnung *pg* gelangen wir in das geräumige Atrium genitale, welches bald mehr, bald weniger gefaltet erscheint. Eine typische »niedrige, von der Wand sich erhebende Ringfalte, welche das Geschlechtsantrum gewissermaßen in zwei Teile teilt«, wie IIJIMA[3] speziell von der *Planaria gonocephala* schreibt, ist mir nicht aufgefallen. Das Atrium ist von einem sehr hohen, typisch eingesenkten Epithel von drüsigem Charakter ausgekleidet, das einerseits dorsal in das ebenfalls eingesenkte Epi-

[1] IIJIMA (39), S. 401 ff. u. (40).

[2] O. SCHMIDT (72), S. 29 ff. Auf Taf. IV, Fig. 4 gibt SCHMIDT eine instruktive Abbildung der Copulationsorgane der *Pl. gonocephala* nach einem Quetschpräparat.

[3] IIJIMA (40), S. 346.

thel des Uterusganges und nach vorn zu in das eingesenkte Außenepithel des mächtigen Penis übergeht, welcher beinahe das ganze Atrium ausfüllt. Cilien habe ich im Atrium genitale nirgends gefunden, während STOPPENBRINK solche erwähnt. Am hintersten Teil des Atrium ist die Muskulatur am mächtigsten ausgebildet. Zunächst dem Epithel liegt eine mehrfache Lage von Längsmuskelfasern, an die sich etliche Lagen von Ringmuskelfasern anschließen. Diese Längs- und Ringmuskulatur setzt sich auch auf den Uterusgang und den Uterus, allerdings nicht mit so großer Mächtigkeit, fort. Im vorderen Teil des Atrium, vom Genitalporus und der Uterusgangmündung an, ist die Anordnung der Muskelfasern umgekehrt; zunächst dem Epithel begegnen wir Ringmuskelfasern, an welche sich eine Längsmuskelfaserschicht anschließt. Beide Schichten werden gegen die Penisbasis zu mächtiger und setzen sich in den Penis bis zu dessen Spitze fort. Hinter dem Atrium genitale und dorsal vom Uterusgang liegen zahlreiche eosinophile Drüsen, die Schalendrüsen *drdd*, welche im ganzen hinteren Teil des Atrium ihr körniges, hochrot gefärbtes, stark lichtbrechendes Secret durch die Atriumepithelzellen hindurch ins Innere des Atriums entleeren. Auch rings um die Geschlechtsöffnung münden zahlreiche eosinophile Drüsen aus.

Das männliche Geschlechtsorgan mit seinen Anhangsgebilden. — Daß die O. SCHMIDTsche Abbildung[1], die er vom Penis der *Planaria gonocephala* nach einem Quetschpräparate gibt, nicht den Tatsachen entspreche, hat bereits IIJIMA[2] bemerkt, indem er richtig hervorhob, daß das »penisartige Organ«, das SCHMIDT für *Pl. gonocephala* beschreibt, welches die Samenleiter aufnimmt und in die Basis des Penis geht und bis zum Ductus ejaculatorius ragt und zahlreiche Ausführungsgänge einer weitverbreiteten Drüse aufnimmt, dem basalen Teil des Penis der *Planaria polychroa* entspreche und nicht als besonderes Organ betrachtet werden solle. Was O. SCHMIDT als »penisartiges Organ« bezeichnet, ist nach meiner Ansicht die durch Quetschung dislozierte Vesicula seminalis. Ein Blick auf das Schema, Taf. XXI, Fig. 9, läßt uns sofort, besser als Worte, die Konfiguration des Penis erkennen. Es ist ein ziemlich stumpfer Muskelkegel, welcher mit breiter Basis sich von der Atriumwand abgliedert. Die Außenwand des Penis zeigt von der Basis an nur bis ungefähr zur Hälfte eingesenktes Epithel; bei der Varietät von Kislowódsk (Taf. XXI, Fig. 8) ist das gesamte Außenepithel des Penis, wie das des Ductus

[1] O. SCHMIDT (72), Taf. IV, Fig. 4.

[2] IIJIMA (40), S. 347.

ejaculatorius (*de*) bis zur Vesicula seminalis (*vs*) eingesenkt, während bei der gewöhnlichen *Planaria* (Fig. 9) der *de* mit gewöhnlichem Plattenepithel ausgekleidet ist, dessen Kerne ab und zu sich unter die Ringmuskulatur des Ductus einsenken. Im vorderen Drittel des Penis liegt die ansehnliche, dorsoventral sich verbreiternde, von kräftiger Circulärmuskulatur umgebene Vesicula seminalis, deren Inneres von hohem, ab und zu vacuolisierenden Drüsenepithel ausgekleidet ist. Bei der Kislowódsk-Varietät ist das Drüsenepithel höher. Die Ausmündungsstelle der Vesicula in den Ductus ejaculatorius geht durch ein konisches, papillös nach hinten ragendes ventilartiges Gebilde (*pap*), welches sich markant in der Penismasse abhebt durch eine tief einschneidende, schräg seitwärts und vorwärts verlaufende Ringfalte, den obersten trichterförmigen Teil des Ductus ejaculatorius, in dem es wie in einer Tasche ruht. Ein Vergleich mit der Varietät (Fig. 8) zeigt, daß bei dieser der hintere Teil der Vesicula gar nicht papillös gebildet ist, sondern ein einfaches Diaphragma (*diaph*) bildet, und daß der Ductus ejaculatorius unmittelbar hinter der Austrittsstelle aus der Vesicula sich einfach blasenartig erweitert (*v*); von einer tief einschneidenden Ringfalte merkt man nichts. Daß dieses Verhalten nicht ein zufälliges sei, beweist der Umstand, daß verschiedene Individuen, darauf hin untersucht, dasselbe Bild zeigten. Die Muskulatur des Penis, die bei der Varietät durchschnittlich stärker entwickelt erscheint, zeigt folgendes Verhalten: Die äußerste, dem Epithel anliegende Schicht bilden Ringmuskel- und Längsmuskelfasern, einfach die Fortsetzung der vorderen Atriummuskulatur; außerdem treten von vorn her zahlreiche in starken Bündeln angeordnete Muskelfasern, die als Retractoren (*rem*) wirken, vom basalen Teil her in den Penis ein (die »inneren Längsmuskel« STOPPENBRINKS) und durchziehen ihn der Länge nach. Es sind dies die Fortsetzungen jener Muskelzüge, welche den rostrad gelegenen Teil der mit Ringmuskeln umsponnenen Vesicula umziehen und für die Entleerung des Sperma ebenfalls nicht minder wichtig sein werden, als die noch weiter nach vorn dem Uterus zu gelegenen, mehr oder weniger in dorsoventralem Bogen verlaufenden mächtigen Muskellagen, die teils um die Atriumwandung herumgreifen und in caudader Richtung bis in die Gegend des Genitalporus und der Mündung des Uterusganges ziehen und, sich kontrahierend, die Vorstülpung des Penis bewirken, teils aber — und das sind die am weitesten rostrad gelegenen — an der Wand des Hautmuskelschlauches inserieren und beim Zusammenziehen das Hervorstrecken des Penis und die Ejaculation des Sperma mitbefördern. Auch Radiärmuskelfasern

(*rdm*) treten im Penis auf. Eine Basalmembran, wie sie STOPPENBRINK[1] für das Epithel des Penis angibt, habe ich nicht nachweisen können.

Der ganzen Länge nach münden durch die Epithelzellen des Ductus ejaculatorius in diesen die eosinophilen Körnerdrüsen (Penisdrüsen), von O. SCHMIDT[2] als »accessorische Körnerdrüse« beschrieben. Die Leiber der Penisdrüsen liegen über der Penisbasis, unterhalb und seitwärts des Uterus. Die Ausmündungsgänge biegen beinahe in rechtem Winkel von der Längsrichtung ab. Das massenhaft abgesonderte Secret dieser Drüsen ist grobkörnig, oft zusammengebacken und zeigt ein viel intensiveres Tinktions- und Lichtbrechungsvermögen als das Secret der Randdrüsen.

Lateral, ungefähr in der Höhe der Pharynxbasis beginnend, nach innen von den Längsnerven und den Oviducten medianwärts abgerückt und unterhalb des Darmkanals liegend, ziehen die vorn blind endigenden, mannigfach gewundenen, oft sackartig aufgetriebenen Vasa deferentia (*vd*), die hinter der Pharynxtasche stark medianwärts konvergieren, sich außerordentlich verengern und beiderseits getrennt mehr in der hinteren Hälfte der Vesicula einmünden. Die Vasa deferentia sind mit einem gewöhnlichen niederen Plattenepithel ausgekleidet und ihrer ganzen Länge nach von Ringmuskelfasern umgeben. IIJIMA tut derselben bei seinen Formen keine Erwähnung, und STOPPENBRINK konstatierte speziell für *Planaria gonocephala* das Vorhandensein der Ringmuskulatur nur für den hintersten Teil der Vasa deferentia.

Bezüglich der Art und Weise, wie das Sperma aus den zahlreichen rundlichen Hodenbläschen, die ganz wie bei *Planaria polychroa* und *Procerodes ulvae* auf der Dorsalseite oberhalb des Darmes beiderseits in je einer Zone von den Ovarien an bis fast zum Schwanzende sich erstrecken, in die Samenleiter gelangen, stellt IIJIMA die Vermutung auf, daß die Hoden bei den Süßwassertricladen sich ineinander öffnen, wie es MOSELEY und KENNEL behaupten und BÖTTICHER u. a. es für die Cestoden beschreiben. Ich habe speziell für *Planaria gonocephala* auf Querschnitten unzweifelhaft das Vorhandensein von Vasa efferentia erster und zweiter Ordnung beobachtet. An der zipfelförmig ausgezogenen Ventralseite jedes Hodenbläschens setzt trichterförmig das mit niedrigem Plattenepithel ausgekleidete Vas deferens

[1] STOPPENBRINK (79), S. 535.
[2] O. SCHMIDT (72), S. 29.

erster Ordnung an und vereinigt sich mit den Vasa efferentia der benachbarten Hodenbläschen zu einem größeren Vas efferens zweiter Ordnung, welches in das Vas deferens mündet. Die Hodenbläschen sind von einer deutlichen Tunica propria umgeben, welche meines Erachtens das Produkt der peripher gelegenen Hodenzellen sein dürfte. Bezüglich der näheren histologischen Details der Hoden, Ovarien und Dotterstöcke verweise ich auf IIJIMAs ausgedehnte Mitteilungen[1] und auf STOPPENBRINK (79), welcher speziell die Verhältnisse bei *Planaria gonocephala* im Auge hat[2].

Der weibliche Geschlechtsapparat und seine Anhangsgebilde. — Das einzige Paar birnförmiger Ovarien, welches hinter dem Gehirn zwischen den hinteren Längsnervenstämmen liegt, zeigt, allerdings nicht bei der typischen *Planaria gonocephala*, wohl aber bei der Kislowódsk-Varietät, an der rostrad gelegenen Wand eine Einschnürung, was einigermaßen an das Verhalten der Ovarien bei *Polycelis tenuis* erinnert[3]. Von einem pigmentierten Bindegewebe, wie es IIJIMA für *Polycelis tenuis* beschreibt, konnte ich bei *Planaria gonocephala* nichts wahrnehmen. Auch das Vorhandensein einer von MOSELEY und KENNEL beobachteten umhüllenden Membran, einer

[1] IIJIMA (39), S. 403—408 und (40), S. 348.

[2] Wenn W. SCHLEIP (70a) S. 135, bezüglich der Abgrenzung des Hodenbläschens — er behandelt speziell *Planaria gonocephala* — sagt, daß »eine Abgrenzung gegen das Parenchym nur insofern bestehe, als das Protoplasma der Hodenzellen dichter strukturiert und stärker färbbar ist als das der Parenchymzellen in der Umgebung«, und daß »am Rande der Follikel stets einige Zellen liegen, von welchen es zweifelhaft ist, ob sie zum Hoden oder zum Parenchym zu rechnen seien«, und daß »nur ausnahmsweise eine Zellgrenze im Innern des Hodens zu erkennen ist in Form von Spalträumen«, so kann ich mich auf meine oben im Text angeführten Beobachtungen berufen; ich habe stets eine scharfe Abgrenzung der Hodenbläschen durch eine Tunica propria gegen das Parenchym zu konstatieren können. SCHLEIPS Figuren 1—3 auf Tafel XIV, welche Querschnitte durch die Hodenbläschenanlage, zur Zeit der Heranreifung und zur Zeit der vollständigen Reife darstellen, muß ich im Vergleich mit meinem Material als nicht typisch bezeichnen. Und wenn SCHLEIP weiter ausführt: »Deutliche Ausführungsgänge der Hodenbläschen habe ich ebensowenig wie die meisten Autoren, welche sich mit der Planarien-Anatomie beschäftigt haben, erkennen können«, so kann ich dem entgegen das unzweifelhafte Vorkommen von Vasa efferentia konstatieren. Es wäre auch zu verwundern, warum gerade nur unsre *Planaria gonocephala* eine Ausnahme machen sollte, nachdem so ziemlich für alle bisher beobachteten Tricladenformen, für die marinen sowohl wie für die terricolen und paludicolen, das Vorhandensein von Vasa efferentia nachgewiesen worden ist.

[3] Siehe IIJIMA (39), S. 411 und Taf. 20, Fig. 1 und Taf. 21, Fig. 14 ov_2.

»Tunica propria«, wie einer »Kapsel«, welche Minot bei den Ovarien seiner von ihm beschriebenen Formen gefunden haben will, konnte ich für die von mir untersuchten Formen nicht nachweisen.

Der Oviduct: Den Irrtum Hallez', demzufolge nur ein Oviduct vorhanden sein soll, hat bereits Iijima[1] berichtigt. Die Eileiter führen ziemlich dicht an den Längsnervenstämmen, etwas medianwärts gelagert, nach hinten. Sie stellen verhältnismäßig dünne, im Lumen mit dichten, spiralig liegenden Flimmerhaaren bekleidete Röhren dar, welche etwas vor dem Genitalporus in ziemlich scharfem Winkel medianwärts abbiegen und etwas vor dem Einmündungstrichter des Uterusganges getrennt einander gegenüber in das gemeinsame Atrium genitale einmünden. Die Oviducte entspringen aus dem basalen, caudad gelegenen Teil der Ovarien. Die großen, eigentümlichen Zellen an der Ausmündungsstelle der Ovarien, wo die Eileiter trichterförmig ansetzen, wie es Iijima für *Planaria polychroa* beschreibt, sind auch bei *Planaria gonocephala* vorhanden. Doch kann ich die Ansicht Stoppenbrinks[2], welcher sich Mattiesen[3] anschließt und welchen beiden Sabussow[4] beipflichtet, daß nämlich der vorderste Teil des Oviductes, die sogenannte »Tuba«, ein Receptaculum seminis sei, durchaus nicht beipflichten, nachdem unzweifelhaft feststeht, daß der sogenannte Uterus in erster Linie bei den protrandrischen Formen als Receptaculum seminis dient. Die Behauptung Iijimas, eine Muskulatur fehle dem Oviduct gänzlich, entspricht nicht den Tatsachen, denn ich konnte bei *Pl. gonocephala* genau das Vorhandensein von Ringmuskelfasern feststellen, während ich Längsmuskelfasern, deren Vorhandensein Stoppenbrink angibt, nicht nachweisen konnte. Das Epithel der Oviducte ist ein typisch eingesenktes, dessen Verkennung Iijima zu falscher Deutung veranlaßt hat, indem er z. B. für *Dendrocoelum lacteum* angibt, daß dem eigentlichen Epithel, »welches sich unter Umständen so gut färbt, daß es seine Kerne nicht mehr erkennen läßt«, nach außen eine zweite Zellschicht aufliege, deren »Protoplasma mehr flüssig zu sein scheine«, weshalb »die Schicht auch von hellerem Aussehen sei als die des inneren Epithels«. Diese von Iijima irrtümlich als selbständige, kernlose Außenschicht bezeichnete Epithelschicht ist nichts andres als die kernbesitzende Außenschicht des eingesenkten Oviductepithels; die

[1] Iijima (39), S. 413.

[2] Stoppenbrink (79), S. 524.

[3] Mattiesen (56), S. 278.

[4] Sabussow (70), S. 761.

intensiv gefärbte Mittelpartie ist die Ringmuskelschicht des Oviducts.

Die Resorption der Dotterzellen — Dotterzellen, Dotterstock und Dottergänge der *Planaria gonocephala* beschreibt STOPPENBRINK[1] sehr ausführlich — geschieht nach meinen Beobachtungen im Verlaufe des Oviductes in der Weise, wie sie IIJIMA für seine Formen[2] beschreibt. Nur habe ich an den betreffenden Resorptionsstellen nichts von einer Knickung des Oviducts konstatieren können, noch weniger eine regelmäßige oder gar segmentale Anordnung dieser Stellen beobachtet, wie sie IIJIMA bei *Dendrocoelum lacteum* beobachtet hat. Wenn ich die an diesen Stellen regelmäßig auftretenden großen, blasigen Zellen beobachten konnte, so war es immer in Verbindung mit bereits in Aufnahmezustand befindlichem Dottermaterial, wie es auch IIJIMA, entgegen der Ansicht KENNELS, der sie schon bei noch nicht geschlechtsreifen Tieren beobachtet haben will, beschreibt. Diese Zellen scheinen dem Ansehen nach ein Secret abzusondern, durch welches das Dottermaterial ohne Zweifel verflüssigt, und zur Aufnahme in den Oviduct resorptionsfähig gemacht wird. Ganz unwahrscheinlich erscheint es mir, daß sie »gewisse, in aufgeblasenem Zustand befindliche Stellen der Oviductwand darstellen, einen Zustand, der durch das Auftreten der Öffnung hervorgerufen werden dürfte«, eine Vermutung IIJIMAS, die er allerdings unentschieden läßt. Meiner Ansicht nach dürften es eigne, dem umgebenden Mesenchym entstammende Zellen (Stammzellen, Drüsenzellen?) sein, deren Aufgabe es ist, den Dotter aufzulösen und in den Oviduct einzuleiten.

Der Uterus (*ut*), welcher zwischen dem Penis und der Pharyngealtasche liegt und mit seiner Hauptmasse etwas dorsal verschoben erscheint, stellt einen geräumigen, mit gewaltigem vacuolisierten Drüsenepithel ausgekleideten Hohlraum vor, von etwas gelappter, rundlicher bis birnförmiger ventralwärts ausgezogener Gestalt. Die großen, häufig blasig aufgetriebenen, am freien Ende abgerundeten Epithelzellen enthalten in großer Menge Körnersecret in Form von lichtbrechenden, ansehnlichen Kugeln, die dem Körnersecret des Darmes außerordentlich gleichen; nur zeigt das Plasma der Uterusdrüsenzellen ein stärkeres Tinktionsvermögen als das der Darmzellen. Sperma oder Keime habe ich im Uterus niemals beobachtet, weshalb ich den Uterus unbedingt für ein Drüsenorgan ansehe, und ihm mit den meisten Forschern die Funktion eines Receptaculum seminis

[1] STOPPENBRINK (79), S. 515 ff.
[2] IIJIMA (39), S. 415 ff.

zuschreibe. O. SCHMIDT[1] hat zwar seinerzeit die Ansicht aufgestellt: »Die Mündung (nämlich des Uterusganges) nimmt Keime, Dotter, Samen auf: diese Stoffe werden in den dickwandigen Uterus hinabgeführt und hier geschieht die Bildung des Kokons, welche dann durch antiperistaltische Kontraktionen entleert werden« — allein, das ist wohl nur geistreiche Kombination, die den tatsächlichen Befunden nicht zu entsprechen scheint; die tatsächlichen Befunde des äußeren Scheines sprechen dafür, daß der Uterus das Secret für die Kokonbildung, oder noch wahrscheinlicher, das Secret für die Konservierung des bei der Begattung aufgenommenen Spermas liefern dürfte. IIJIMA hat an der Wandung des Uterus seiner von ihm untersuchten Formen niemals eine besondere Muskulatur wahrgenommen. Ich muß jedoch MINOT[2] recht geben, welcher eine solche erwähnt. Es ist eine Längsmuskulatur vorhanden, um die sich noch eine Circulärmuskelschicht legt. Ob eine Basalmembran vorhanden sei, vermochte ich nicht zu entscheiden. Vielleicht hat IIJIMA die vorhandene Muskulatur als Basalmembran gedeutet?

Der dorsal nach hinten verlaufende, ebenfalls von Längs- und Ringmuskelfasern umgebene Uterusgang (*utg*) ist an beiden Enden trichterförmig erweitert und zeichnet sich durch ein hohes, eingesenktes Epithel mit ziemlich langen, gegen den Uterus zu gerichteten Cilien aus.

Bemerkungen zu den Mitteilungen Sabussows über Planaria wytegrensis (n. sp.).

Im Anhang nur — denn meine Arbeit lag bereits fertig vor, als ich SABUSSOWS Arbeit »Über den Körperbau von *Planaria wytegrensis* n. sp.« in die Hände bekam — kann ich SABUSSOWS[3] Mitteilungen berücksichtigen. Ob sich *Pl. wytegrensis* als nova species wird halten können, möchte ich auf Grund meiner folgenden Bemerkungen bezweifeln: Als Unterscheidungsmerkmale der *Planaria wytegrensis* und *Pl. gonocephala*, die ihm genügen, um damit eine neue Species zu begründen, führt SABUSSOW[4] seine Ergebnisse resümierend folgende an: »1) Das Epithel enthält eigentümliche Sinneszellen.« Allein auch unsre gewöhnliche *Planaria gonocephala*, wie auch die Varietät von Kislowódsk besitzen solche Sinneszellen. (Siehe oben S. 337 ff.) Dieses

[1] O. SCHMIDT (72), S. 31.

[2] MINOT (59), S. 441.

[3] SABUSSOW (70).

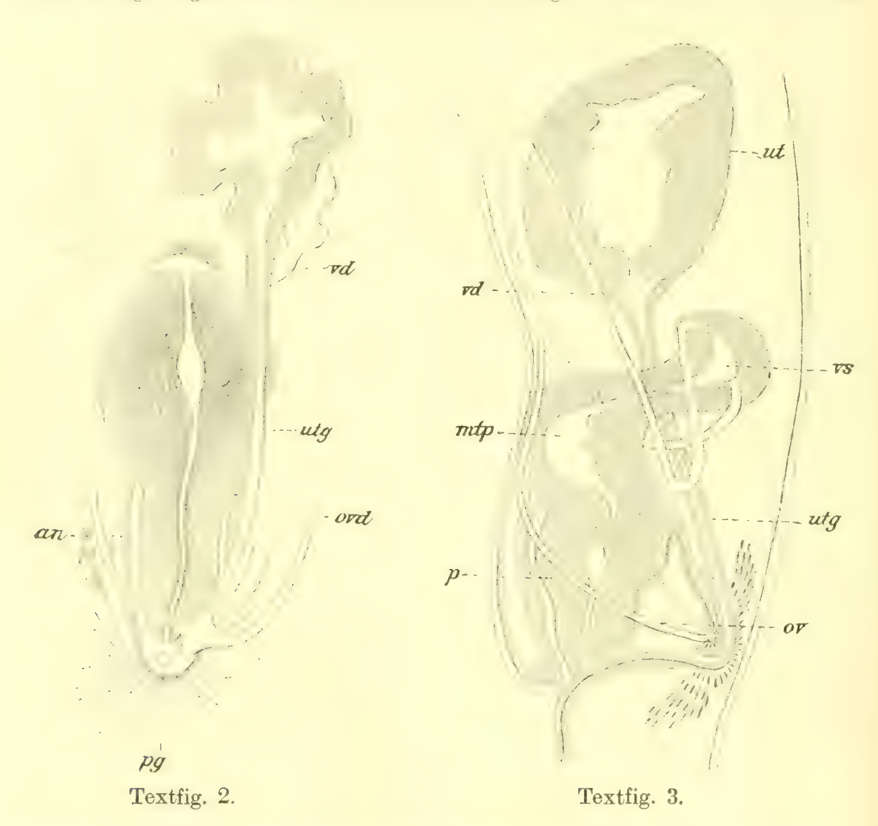
[4] SABUSSOW (70), S. 766.

Unterscheidungsmerkmal fällt also weg. — »2) Die Sinnesgrübchen sind zahlreicher und befinden sich auf der Bauchfläche des Vorderendes.« Dies Merkmal ist aber wohl für die Begründung einer neuen Species irrelevant. — »3) Der Uterusgang tritt aus der hinteren Wand des Uterus aus.« Das ist auch bei *Planaria gonocephala* der Fall, ein Verhalten, welches vielfach durch die Kontraktion der Tierchen infolge der Konservierungsmethoden modifiziert erscheint. — »4) Das lappige oder faltige Aussehen dieses Organs.« Das habe ich auch bei *Planaria gonocephala* und besonders bei der Kislowódsk-Varietät, bei welcher durch eine Einschnürung die Uterusblase in zwei hintereinander liegende kommunizierende Kammern geteilt erscheint, beobachtet. Wenn überhaupt einer der angeführten Punkte für die Begründung einer n. sp. ausschlaggebend ist, so ist es der fünfte Punkt, nämlich: »Die Eigentümlichkeiten im Bau des Copulationsorgans«, von welchem SABUSSOW (70) auf Taf. XL zwei schematische Darstellungen gibt (Fig. 15 und 16)[1]. Diese Eigentümlichkeiten bestehen nach SABUSSOW in folgenden Punkten: »a. Größere Entwicklung der Muskulatur im mittleren Penisteil bei *Pl. wytegrensis*; b. die Abwesenheit des Zapfens in der Erweiterung des Ductus ejaculatorius; c. die blasige Form dieser Erweiterung; d. die Abwesenheit der dorsalwärts gerichteten Umbiegung der Penisspitze; e. die geringere Abgrenzung des hinteren Abschnittes (Vagina) des Atrium genitale vom vorderen (Penistasche).« Liest man diese Angaben und vergleicht man sie mit der von uns oben S. 341 ff. gegebenen Beschreibung des männlichen Copulationsapparates der *Planaria gonocephala* und besonders der Varietät von Kislowódsk an der Hand der Schemata Fig. 8 und 9, Taf. XXI, und mit den Berichten IIJIMAS[2] über *Planaria polychroa* an der Hand der von uns in der Textfigur 2 nach IIJIMA gegebenen Reproduktion des Schemas der Geschlechtsorgane von *Planaria polychroa*, so scheint der Schluß gerechtfertigt, daß die von SABUSSOW beschriebene *Planaria* als Mittelglied zwischen der *Planaria polychroa* und der Varietät von Kislowódsk steht, die ihrerseits auf *Planaria gonocephala* hinleitet. Es scheint mir nicht unwahrscheinlich, daß die *Planaria* von Kislowódsk eine weitergehende Differenzierung der *Planaria* von Wytegra vorstellt. Die *Planaria gonocephala*, die, wie bereits oben S. 337 bemerkt wurde, sich auch in der Bildung des Gehirnes weitergehend differenziert erweist als

[1] Siehe Textfigur 3, S. 350, welche eine Reproduktion des SABUSSOWschen Schemas, Taf. 40, Fig. 15, ist.

[2] IIJIMA (39), S. 402 ff. und Taf. XXI, Fig. 5.

Planaria polychroa, würde demnach eine von *Planaria polychroa* abgeleitete Form darstellen, die sich auf dem Weg der beiden Varietäten der *Planaria* von Wytegra und von Kislowódsk aus der *Planaria polychroa* herausdifferenziert hat. IIJIMA[1] unterscheidet am Penis der *Pl. polychroa* drei Teile: »Einen basalen Teil von nur geringer Größe, den mittleren knolligen Teil, in dem der Penis



Textfig. 2. Textfig. 3.

seine größte Dicke erreicht und den freien, langgestreckten Teil, der am Ende stumpf zugespitzt ist«. Eine Samenblase, die so charakteristisch wie bei *Pl. gonocephala* gebildet ist, vermissen wir; der ganze Penis wird von einem von gewaltiger Muskulatur umgebenen Rohr durchzogen, welches sich einfach im mittleren Teil etwas ausbaucht, und unvermerkt in den Ductus ejaculatorius übergeht. Wir brauchen uns nur vorzustellen, daß der vordere und mittlere Teil des Penis der *Pl. polychroa* sich **S**-förmig umlegt, so erhalten wir ohne weiteres den

[1] IIJIMA (39), S. 408.

von SABUSSOW als »mittleren Penisteil« (*mpt*) bezeichneten Abschnitt; gleichzeitig erhalten auch die Oviducte, welche bei *Planaria polychroa* gemeinsam in den hinteren Teil des Uterusganges einmünden, ihre volle Selbständigkeit und rücken etwas voneinander ab. Zur Bildung der Varietät von Kislowódsk bedarf es nur einen Schritt weiter: der ganze vordere basale Penisteil der *Planaria* von Wytegra rückt zusammen, wobei sich naturgemäß eine differenziertere Vesicula seminalis bildet mit einem einfachen Diaphragma und der blasenartigen Erweiterung des Ductus ejaculatorius. Differenziert sich dann das Diaphragma zum papillösen Zapfen, welcher in die blasenartige Erweiterung des Ductus ejaculatorius der *Planaria* von Kislowódsk einrückt, so haben wir unsre typische *Planaria gonocephala*. Wir hätten es also mit der interessanten Tatsache einer Descendentenreihe zu tun, wobei wohl *Planaria polychroa*, wie es scheint, eine ursprünglichere, den marinen Formen näherstehende Form sein dürfte, die beiden Formen von Wytegra und Kislowódsk aber nur Stufen und Mittelglieder zur Bildung einer neuen Species, die wir in der *Planaria gonocephala* vor uns haben. Leider liegen keine näheren Angaben weder über das Gehirn noch über das Excretionssystem von der *Planaria wytegrensis* vor, die es erlaubten, eine weitergehende Parallele zwischen diesen Formen zu ziehen. Ich bemerke nur noch, daß auch SABUSSOWS Mitteilung über die Sinneszellen von *Pl. wytegrensis* sich im wesentlichen mit dem deckt, was bis jetzt über die Sinneszellen von *Planaria gonocephala* bekannt ist, und auch alle andern Details durchweg mit den Verhältnissen der *Planaria gonocephala* bzw. der *Pl. polychroa* übereinstimmen. Alle diese Erwägungen lassen es mir als wahrscheinlich erscheinen, daß SABUSSOWS *Planaria wytegrensis* sich kaum als neue Species wird halten können.

Der Geschlechtsapparat von Dendrocoelum angarense (Gerstf.) und Dendrocoelum punctatum (Pallas).

Der Geschlechtsapparat dieser beiden interessanten Formen, welcher wesentlich von dem soeben beschriebenen Geschlechtsapparat der *Planaria gonocephala* verschieden ist, verlangt eine gesonderte Betrachtung, da es sich darum handelt, die beiden Formen infolge des übereinstimmenden Typus der Geschlechtsteile als ein spezielles Genus aufzuzeigen und zu begründen. Ein flüchtiger Vergleich des männlichen Geschlechtsapparates der beiden Dendrocölen mit dem männlichen Geschlechtsapparat der *Planaria lactea* zeigt sofort, daß

wir es mit zwei verschiedenen Genera zu tun haben. Die von GRUBE[1] gegebene Beschreibung der *Planaria angarensis* Gerstfeldt (1858) und besonders die von SABUSSOW[2] in seinen vorläufigen Mitteilungen gelieferten anatomischen Befunde mit dem beigegebenen äußerst primitiven Schema[3] des Geschlechtsapparates, welche genügen, um die Form wiederzuerkennen, zeigen unzweifelhaft, daß die von mir als *Dendrocoelum angarense* beschriebene Form identisch ist mit *Planaria angarensis* (Gerstfeldt)[4]. Mein mir von Herrn Prof. BÖHMIG überlassenes Material entstammt dem von GRUBE beschriebenen Baikalmaterial. Das Schema Fig. 7 auf Taf. XXI stellt den Geschlechtsapparat unsres *Dendrocoelum* vor. Zugleich habe ich authentisches Berliner Material der Form *Dendrocoelum punctatum* = *Fasciola punctata* Pallas[5] (1774), von WELTNER[6] ausführlich in bezug auf das Exterieur beschrieben, eingehend in bezug auf die Geschlechtsverhältnisse untersucht und dieselben schematisch in Fig. 1, Taf. XXI, dargestellt. WELTNER, der nur das Exterieur berücksichtigt, stellt gleich eingangs die These auf, daß *Fasciola punctata* Pallas, *Planaria bicornis* Gmelin, *Planaria angarensis* Gerstfeldt, *Bdellocephala bicornis* de Man, *Dendrocoelum angarense* und *Dendrocoelum punctatum* lauter Synonyma seien. Allein meine Befunde lassen, wie schon ein einziger Blick auf die beiden vorerwähnten Schemata zeigt, keinen Zweifel darüber aufkommen, daß *Dendr. angarense* und *Dendr. punctatum* zwei verschiedene Species seien. Die Baikalform ist also nicht identisch mit der von WELTNER

[1] GRUBE (32), S. 286—288, und Fig. 8 u. 8*a*, eine Darstellung des Tieres von der dorsalen und von der ventralen Seite gesehen.

[2] SABUSSOW (68), S. 51—52 und Fig. 12 auf der beigegebenen Tafel. S. 52 schreibt SABUSSOW also: »Das Atrium genitale ist wohlentwickelt. Der vordere Teil, welcher eine stärkere Muskulatur hat, ist als Atrium masculinum abgesondert, indem der hintere Teil, welcher der Geschlechtsöffnung genähert ist, die Benennung des Atrium femininum verdient. Am Vorderende des Atrium masculinum liegt eine Vesicula seminalis, welche stark muskulöse und drüsenreiche Wände hat und die Vasa deferentia einnimmt. Bei der Mündung der Vesicula seminalis findet sich eine ringförmige Falte, welche vielleicht die Rolle des Copulationsorgans spielt. In den hinteren Teil des Atrium genitale münden der Eiergang und etwas nach hinten der Uterusstiel, welcher sich nach oben und vorn umbiegt und zwischen dem Atrium genitale und der Rückenwand zur Blase läuft. Die Uterusblase stellt eine von den Seiten abgeplattete Kugel dar.«

[3] SABUSSOW hat sich geirrt, indem er die beiden Vasa deferentia als v o r ihrer Einmündung in die Penisblase sich vereinigend darstellt.

[4] GERSTFELDT (21).

[5] PALLAS (65), p. 23, Tab. I, Fig. 14*ab*.

[6] WELTNER (90), S. 413—422 [795—804], Taf. VI.

beschriebenen Berliner Form. HALLEZ, der zuerst die Bezeichnung *Dendrocoelum angarense* geprägt hat, hatte in der Tat nicht *Dendr. angarense* (Gerstfeldt), sondern *Dendrocoelum punctatum* (Pallas) vor sich, was schon daraus hervorgeht, daß HALLEZ für seine Form ein muskulöses Drüsenorgan beschreibt, das wohl, wie es meine Untersuchungen zeigen, bei *Dendrocoelum punctatum*, nicht aber bei *Dendrocoelum angarense* vorkommt. KENNEL, der sich bezüglich *Dendrocoelum angarense* auf HALLEZ beruft, stellt eigentümlicherweise als das von *Planaria* unterscheidende Kriterium für das Genus *Dendrocoelum* die »Haftlappen«, »Haftwülste« am Vorderrand des Körpers auf, indem er schreibt[1]: »Will man dieses Vorhandensein von Haftwülsten[2] leugnen und aus der Gattungsdiagnose streichen, so weiß ich nicht, wodurch man die Gattung *Dendrocoelum* überhaupt aufrecht erhalten möchte . . . . Der Bau der Geschlechtsorgane und alles übrige schließt sich so eng an *Planaria* an, das muskulöse Hilfsorgan ist bald vorhanden, bald fehlt es, Tentakel in mannigfacher Form treten auf, so daß eine Abteilung in zwei Gattungen unmöglich würde.« Meine Untersuchungen zeigen jedoch, daß sich der Genusunterschied ohne weiteres deutlich durch den Geschlechtsapparat begründen läßt: *Planaria* hat einen Penis, *Dendrocoelum* entbehrt eines solchen, von zahlreichen andern Unterschieden zu schweigen. Man vergleiche einfach die Schemata Taf. XXI, Fig. 1, 7, 8, 9.

Ich gebe nun im folgenden zunächst eine genaue Schilderung des Geschlechtsapparates von *Dendrocoelum angarense* an der Hand des Schemas Fig. 7, Taf. XXI: Das geräumige Atrium genitale, welches durch den Geschlechtsporus (*pg*) mit der Außenwelt kommuniziert, zerfällt durch eine starke Ringfalte (*rf*) in das ventral nach hinten zu gelegene Atrium femininum (*atf*) mit der Geschlechtsöffnung und der Einmündungsstelle des Uterusganges (*utg*) und der Einmündungsstelle der vereinigten Oviducte (*ovd*) und das dorsal nach vorn zu liegende Atrium masculinum (*atm*), in welches der Penis, bzw. die als Penis fungierende mächtige Vesicula seminalis (*vs*) einmündet. Das Atriumepithel ist ein außerordentlich hohes, gewöhnliches Epithel, welches ab und zu drüsigen Charakter aufweist. Eingesenktes Epithel habe ich überhaupt im Bereiche des gesamten Geschlechtsapparates nirgends wahrgenommen. Ringsum ist die Atriumwand mit etlichen Lagen von Ringmuskelfasern umgeben, die besonders

[1] KENNEL (43), S. 456.

[2] Die anatomische Beschreibung des Haftwulstes von *Dendrocoelum punctatum* siehe oben S. 313—317.

im vordersten Teil des Atrium masculinum eine außerordentliche Mächtigkeit erlangen. Auf die Ringmuskelschicht folgen etliche Lagen von Längsmuskelfasern bzw. mit den vorhin erwähnten Ringmuskelfasern sich kreuzende Ringmuskulatur und dann wieder mit den ersterwähnten Ringmuskelfasern gleich gelagerte Ringmuskelfasern und an diese anschließend im dorsalen, vorderen Teil des Atrium masculinum eine Schicht von Längsmuskelfasern. Rings um den Genitalporus münden hochrot gefärbte eosinophile Drüsen mit körnigem Secret aus.

Der männliche Geschlechtsapparat. — Ein eigentlicher Penis, wie ihn z. B. *Planaria gonocephala* besitzt, ist nicht vorhanden. Wenn wir schon den Namen Penis gebrauchen wollen, so ist bei *Dendrocoelum angarense* (und auch bei *D. punctatum*) nichts andres darunter gemeint, als die hinter der Uterusblase und über dem Atrium femininum ventralwärts verschobene, gerade vorn über der Ringfalte ins Atrium masculinum ausmündende, mächtig entwickelte, geräumige, umstülpbare Vesicula seminalis [*pen* (*vs*)], deren kurzen, muskulösen, mit einer Art Sphincter versehenen Ausführungsgang man als Ductus ejaculatorius (*de*) bezeichnen mag. Das Innere des Penis ist mit außerordentlich stark und tief gefaltetem, drüsigem, in Zotten angeordnetem Epithel ausgekleidet, wie es am mikroskopisch dargestellten Bild, Taf. XXII, Fig. 1, deutlich zu ersehen ist. Die Wandung der riesigen sackartigen Penisblase ist von innen nach außen fortschreitend gebildet durch eine starke Ringmuskelfaserschicht, dann durch die am stärksten auftretenden, einen ganzen Muskelfilz bildenden, gekreuzten Muskelfasern, die dann umgeben sind von einer ebenfalls mächtigen Zone von Längsmuskelfasern, welche an der einen dem Penis anliegenden Seite der die Atrien trennenden Ringfalte inserieren, in dorsoventralem Bogen die Penisblase umspannen, ventral vom Uterusgang das ganze Atrium masculinum umfassen und bis zur andern Seite der Ringfalte herabziehen. Die Kontraktion dieser zuletzt genannten Muskelfasern hat, bei gleichzeitiger Dilatation der Circulärmuskelfasern und der gekreuzten Muskeln, das Umstülpen des Penis und die Entleerung des Spermas und des Secretes bei gleichzeitiger Dilatation des Atrium genitale und des Genitalporus zur Folge. Ich habe diese Muskeln speziell als Dilatatoren des Atrium genitale und des Penis bzw. des Penisausführungsganges (*dilm* und *dilmp*) bezeichnet. Von vorn her, an der Basis der Vesicula münden getrennt, aber unmittelbar nebeneinander, die Vasa deferentia ein, die von flachem Plattenepithel ausgekleidet und von Ringmuskeln umgeben sind. Von allen Seiten her münden in die Vesicula, durch die Muskel-

schichten sich hindurchzwängend, fort und fort, soweit das drüsige Epithel reicht, die ein tief weinrotes, feinkörniges Secret führenden Penisdrüsen ein. Man bemerkt oft zwischen den Muskelschichten ganze Lacunen von Secret. Die Hauptmasse dieser Drüsen liegt vor dem Penis gegen die Ventralfläche hin abgerückt.

Der weibliche Geschlechtsapparat. — Die Oviducte, welche mit gewöhnlichem hohen, cylindrischen Cilienepithel ausgekleidet und mit Ringmuskelfasern umgeben sind, ziehen ventral zu beiden Seiten des Penis und des Atrium genitale nach hinten, steigen dorsal an, konvergieren hinter dem Atrium und vor dem Uterusgang und vereinigen sich ungefähr in gleichem Abstand von der Dorsal- und der Ventralfläche zu einem gemeinsamen Ausführungsgang (*ovd*); der gemeinsame Ausführungsgang zieht dann in leichtem Bogen ventralwärts nach vorn zu auf und mündet in den hinteren Teil der dorsalen Wand des Atrium femininum, nicht weit von der Einmündungsstelle des Uterusganges. Eine geraume Strecke münden schon in die getrennten Oviducte, wie in den gemeinsamen Ausführungsgang derselben, zahlreiche Drüsen mit einem eigentümlich stark dunkelorange, beinahe braun gefärbten, kompakten Secret ein. An der Einmündungsstelle des vereinigten Ausführungsganges der Oviducte in das Atrium münden kleine Drüsen aus, deren Secret sich durch intensiv rote Färbung von dem Secret der in die Oviducte mündenden Drüsen unterscheidet. — Der Uterus liegt vor dem Penis und zeigt das gewöhnliche typische Verhalten. Ein hohes Drüsenepithel bekleidet das Innere und setzt sich noch eine Strecke in den Uterusgang hinein fort. Der übrige Teil des Uterusganges jedoch ist mit gewöhnlichem Epithel ausgekleidet, welches ungefähr bis zu der am weitesten nach hinten liegenden Stelle, wo der Uterusgang ähnlich wie der gemeinsame Ausführungsgang der Oviducte ventral nach vorn umbiegt, mit Cilien bedeckt ist, die ihrerseits nach vorn, dem Uterus zu gerichtet sind. Uterus und Uterusgang sind zunächst von Ringmuskelfasern umgeben, an welche sich eine Längsmuskelfaserschicht anschließt; im hintersten Teil des Uterusganges schließt sich an die bereits erwähnten Muskelschichten noch eine weitere Lage von Ringmuskelfasern und an diese eine Lage von Längsmuskelfasern an.

Im Anschluß gebe ich auch einige Maßverhältnisse, wie ich sie am Geschlechtsapparat des von mir im Schema wiedergegebenen Tieres gefunden habe, wobei ich bemerken muß, daß mein Material äußerst stark gequollen war. Der Geschlechtsapparat mißt von der Vorderwand des Uterus bis zur hintersten Wand des Atrium femininum in

der Länge rund 4,5 mm, in der Breite 3,7 mm. Die Mächtigkeit der gekreuzten Muskelfaserschicht des Penis habe ich mit 163 μ bestimmt, den mittleren Durchmesser des Uterus mit 1,9 mm, die Epithelhöhe desselben mit 162 μ und darüber.

Der Geschlechtsapparat von *Dendrocoelum punctatum* zeigt im Vergleich zu *Dendrocoelum angarense* ganz analoge, nur im einzelnen etwas kompliziertere Verhältnisse, die sich ganz auf die viel einfacher liegenden Verhältnisse des *Dendr. angarense* zurückführen lassen. Mit dieser Zurückführung und dem Aufzeigen der wesentlichen Übereinstimmung im Geschlechtsapparat ist auch die Begründung erbracht, daß beide Formen als verschiedene Species unbedingt demselben Genus angehören, das aber vom Genus *Planaria*, wie ein Vergleich mit der von uns oben S. 341 ff. gegebenen Beschreibung des Geschlechtsapparates der *Planaria gonocephala* zeigt, verschieden ist.

Das Atrium genitale, mit Epithel von halbdrüsigem Charakter ausgekleidet, ist mannigfach gefaltet und viel differenzierter als das von *Dendrocoelum angarense*. Durch die Geschlechtsöffnung gelangt man unmittelbar in den hintersten Teil des Atrium — wir wollen ihn Vorraum (*Vor*) nennen —, in welchen der Uterusgang, der durch das mächtig entwickelte Muskelorgan hindurchgeht, von der dorsalen Seite her einmündet. Diese Uterusausmündungsstelle ist penisartig vorgestülpt und von einer Art Scheide umgeben. Durch eine dorsoventral verlaufende Ringfalte (*rf*, Taf. XXI, Fig. 1) ist dieser Teil des Atrium abgegliedert gegen den vorderen Atriumteil, der selbst wieder durch eine mächtige von vorn nach hinten ragende Scheidewand in eine dorsale und eine ventrale Kammer zerfällt; die dorsale, caudad liegende Kammer, in welche der vereinigte Gang der Oviducte ausmündet, können wir als das Atrium femininum (*atf*), die ventrale, rostrad liegende Kammer aber, in welche die ventral von ihr nach vorn zu gelegene Penisblase ausmündet, als das Atrium masculinum (*atm*) bezeichnen. Die Wandung des Atrium genitale ist gebildet von einer bedeutenden Schicht von Circulär- und Längsmuskelfasern, die in mehreren Lagen sich kreuzend angeordnet sind. Die Muskulatur ist überhaupt bei dieser Form durchweg kräftiger ausgebildet als bei *Dendrocoelum angarense*. Rings an der Geschlechtsöffnung münden eosinophile Drüsen mit körnigem Secret aus.

Der männliche Geschlechtsapparat. — Der Penis, oder besser gesagt, die Vesicula seminalis, zeigt ganz dieselben Bauverhältnisse und dieselbe Lage wie der Penis von *Dendrocoelum angarense*. Das Innenepithel der Vesicula ist gelappt, drüsig, aber nicht so stark

drüsig als das Atriumepithel und von vorn bis hinten von den zahlreichen Ausführungsgängen der cyanophilen Penisdrüsen (*pdr*) durchsetzt. Zunächst dem Epithel der Vesicula liegen Ringmuskelfasern in mehrfacher Lage; daran schließen sich in mannigfacher Verfilzung Längs- und Ringmuskelfasern, durchflochten von gekreuzten Muskelfasern; zu äußerst wechseln Ring- und Längsmuskelfasern in ziemlich regelmäßiger Aufeinanderfolge ab; die Ringmuskulatur ist namentlich an der Ausmündungsstelle der Vesicula außerordentlich mächtig als Muskelsphincter entwickelt. Taf. XXIII, Fig. 1, zeigt einen sehr instruktiven, allerdings etwas schief getroffenen Querschnitt durch den Penis ungefähr 90 μ vor der Einmündungsstelle der Samenleiter (*vd*), die mit ihren Muskellagen sich als zwei kompakte Massen aus dem umgebenden Muskelfilz der Vesicula deutlich abheben; zahlreiche Drüsengangdurchschnitte (*pdr*), erfüllt mit kompaktem Secret, sind zwischen den Muskelfasern und namentlich im Epithel der Vesicula zu sehen; besonders die Ventralseite zeigt Ring- und Längsmuskelfasern, in ziemlich regelmäßiger Abwechslung miteinander sich kreuzend; die Muskelfasern jedoch, welche vom Penis ausgehend über die vordere Kammer, das Atrium genitale, herumgreifen, habe ich ebenso wie die Muskellagen des Hautmuskelschlauches nur schematisch angedeutet. Wie aus dem Schema, Taf. XXI, Fig. 1, ersichtlich ist, ziehen zahlreiche Muskelfasern, Circulär- und Längsmuskelfasern, die längs der Ventralwand des Atrium vom Genitalporus an nach vorn inserieren, zwischen dem Penis und dem Uterus in dorsaler Richtung bogenförmig hin und senken sich teils in die Scheidewand, welche die beiden vorderen Atriumkammern trennt, teils ziehen sie bis an den Uterusgang heran und biegen um die dorsale Kammer nach hinten um. Diese Muskeln (*dilm*) wirken gerade so wie bei *Dendrocoelum angarense*, indem sie durch Kontraktion bei gleichzeitigem Erschlaffen der Ringmuskeln die Penisblase ins Atrium masculinum umstülpen. An der basalen Seite der Vesicula münden getrennt die ventral von vorn herabziehenden Vasa deferentia ein, welche vor der Einmündung im Bogen medianwärts konvergieren und erst wieder eine kleine Strecke nach vorn aufsteigen, bevor sie sich in die Vesicula einsenken; sie sind mit flachem Epithel ausgekleidet und von Ringmuskelfasern umgeben. Die Penisverhältnisse liegen also bei *Dendrocoelum punctatum* ganz so wie bei *Dendrocoelum angarense*.

Der weibliche Geschlechtsapparat. Der weibliche Genitalapparat ist bei *Dendrocoelum punctatum* durch das Auftreten eines eigenartigen bulbösen, kräftigen Muskelorgans komplizierter als der

von *Dendr. angarense*. Die Oviducte (*ovd*), welche lateral von den Vasa deferentia unterhalb des Darmes von vorn herabziehen, steigen hinter dem Penis schräg dorsal aufwärts, indem sie zugleich immer mehr konvergieren, bis sie beinahe ganz an der Dorsalseite sich treffen; der gemeinsame Ausführungsgang biegt ebenso wie bei *Dendrocoelum angarense* in spitzigem Bogen ventralwärts nach vorn um und mündet an der Vorderwand der dorsalen Partie der Ringfalte (*rf*) ins Atrium ein. Das Epithel des Oviductes ist bei *Dendr. punctatum* ein eingesenktes, cilientragendes und ist von Ringmuskelfasern umgeben. Auffallend viele Drüsen münden im letzten Teil der getrennten Oviducte, besonders aber in den Anfangsteil des gemeinsamen Ausführungsganges ein. Das Secret dieser Drüsen erscheint tief weinrot bis braun gefärbt.

Der Uterus mit dem mächtigen, vacuolenreichen, körnerhaltigen Drüsenepithel und der Ringmuskulatur, an die sich außen eine Längsmuskulatur anschließt, liegt unmittelbar hinter der Pharynxtasche und erscheint in unserm Schema als flache, von der Ventralseite bis zur Dorsalseite reichende Blase. Der Uterusgang, soweit ich konstatieren konnte, nur von Ringmuskulatur umgeben und seiner ganzen Länge nach mit ziemlich hohen, cilientragenden, gewöhnlichen Epithelzellen ausgekleidet, zieht unmittelbar unter dem Hautmuskelschlauch der Dorsalseite nach rückwärts, wendet sich ungefähr in der Höhe der Vereinigung der beiden Oviducte von der Medianlinie lateralwärts und tritt in den gewaltigen, muskelkräftigen Bulbus ein, der mit seiner Hauptmuskelmasse ungefähr so weit hinter dem Atrium genitale liegt, als die Einmündungsstelle des Uterusganges ins Atrium von der Penismündung entfernt ist. In diesem Muskelapparat, den wir als Copulationsapparat bezeichnen — der Grund dafür wird weiter unten angegeben werden —, macht der Uterusgang einen weit nach hinten reichenden Bogen und steigt dann, zur Medianlinie zurückkehrend, nach vorn auf; sobald er in die Höhe der Atriumswand kommt, erweitert er sich zu einer Art Vesicula, biegt dann schnabelartig ventralwärts um und mündet durch die penisartige Bulbuspapille (*penb*) in den dorsalen Teil des Vorraumes, welcher die Bulbuspapille scheidenartig umgibt, aus. Das Schema, Taf. XXII, Fig. 3, verglichen mit dem mikroskopischen Querschnitt, Taf. XXII, Fig. 4, der ungefähr im hintersten Drittel des Bulbus nicht weit über der Umbiegungsstelle des Uterusganges geführt ist und dem Schema, Taf. XXI, Fig. 1, gibt ein anschauliches Bild der äußerst komplizierten Muskulaturverhältnisse des Copulationsorgans. Erst im hintersten Drittel der Bulbus-

höhe verstärkt sich die Ringmuskulatur des absteigenden Uterusganges (*utg*[1]) und erreicht dann im aufsteigenden Schenkel (*utg*[2]) eine erstaunliche Mächtigkeit, wie aus dem Bild, Taf. XXII, Fig. 4, zu ersehen ist. Die (allerdings stark gequollenen) Ringmuskeln erscheinen wie verfilzt. Im vordersten penisartigen Teil des Bulbus, welcher die Form eines stumpfen Muskelkegels besitzt, verlaufen in der Richtung der Papille zahlreiche Längsmuskelfasern, welche als Retractoren (Taf. XXII, Fig. 3, *rem*) wirken. Diese Retractoren verlaufen zwischen der äußeren und inneren Ringmuskelschicht der Papille, verästeln und verankern sich mit den Verästelungen zwischen den äußerst feinen Ringmuskeln; manche dieser Verästelungen inserieren an der dünnen Basalmembran des äußeren Epithels, welches oft zapfenartig zwischen die Ringmuskulatur hineingezogen erscheint; an der Innenwand der Papille habe ich keine Basalmembran beobachtet. Zwischen den Muskeln, namentlich in der Bulbuspapille, liegen Mesenchymzellen, die sich mannigfach verästeln und mit Eosin-Hämatoxylin dunkel violett färben. In der Bulbuspapille liegen diese Zellen hauptsächlich zu beiden Seiten der Retractoren. Die äußerste Partie der Papille erscheint zwischen den Ringmuskeln mit einer homogenen Flüssigkeit erfüllt, die bei Eosin-Hämatoxylinfärbung einen grauen Farbton mit einem Stich ins Rötliche aufweist. Ein Teil der Längsmuskeln, welche dorsal um den aufsteigenden Schenkel des Uterusganges (*utg*[2]) greifen, zieht in die Wand der Papillentasche (*pat*); sie spielen, sich kontrahierend, eine Rolle bei der Protraktion der Papille, ähnlich wie die weiter unten zu erwähnenden Muskeln *dvml* und *dvml*[1]. Um die Ringmuskulatur des aufsteigenden Schenkels des Uterusganges schließen sich, circulär um denselben herumgestellt, von vorn nach hinten verlaufend und den gesamten Bulbus umspinnend, Längsmuskelfaserlagen an, welche namentlich gegen den absteigenden Teil des Uterusganges und der Ventralfläche des Tieres zu eine außerordentliche Mächtigkeit aufweisen; sie sind von gekreuzten Muskelfasern durchzogen. An die Längsmuskelfasern schließen sich als äußerste Schicht, den Bulbus an den beiden Lateralseiten umfassend, dorsoventrale Muskelfasern *dvml* und *dvml*[1] an, die namentlich an der Ventralseite des Tieres von Längsmuskelfasern gekreuzt sind. Diese äußersten lateralen, dorsoventral verlaufenden Muskelfasern inserieren am dorsalen und ventralen Hautmuskelschlauch; die um den absteigenden Schenkel des Uterusganges (*utg*[1]) machen einen stärkeren Bogen und kreuzen ventral die um den aufsteigenden Schenkel des Uterusganges (*utg*[2]) herumgreifenden Muskelfasern. Sämtliche Muskel-

fasern des Bulbus zeigen deutlich eine Differenzierung in eine hellere Mark- und eine dunklere Rindenschicht, ein Verhalten, wie es auf dem mikroskopischen Querschnitt, Taf. XXII, Fig. 4, ersichtlich ist. — In das soeben geschilderte Muskelorgan münden eine Unmasse von erythrophilen Drüsen ein, die sich durch ein äußerst feinkörniges, leicht zu Massen zusammenbackendes Secret auszeichnen. Die Drüsenleiber mit großem Kern und deutlichem Kernkörperchen zeigen eine bald dunkelrote, bald dunkelviolette bis blaugraue oder braune Farbe; in den breiten Drüsengängen jedoch tritt eine hellere rote Färbung hervor. Die birnförmigen, ab und zu kugeligen Drüsenleiber liegen namentlich lateral und auch hinter dem Bulbus außerhalb der Muskulatur, der sie namentlich lateral in dichtgedrängten Haufen aufsitzen; aber auch von vorn her, aus weiter abliegenden Bezirken, streben längs der Darmausbuchtungen Drüsenausführungsgänge dem Organe zu. Der Haupteinmündungsbezirk dieser Drüsen ist vor allem die hintere Partie des Bulbus; aber auch in die vordere Partie münden Drüsen ein. In der hinteren Partie ist es besonders der Anteil des absteigenden Uterusschenkels, wo ganze breite Straßen von Drüsenausführungsgängen vom Copulationsapparat aufgenommen werden. An der ventralen Seite des Organs sah ich keine Drüsen einmünden; ja die Ausführungsgänge der ventral-lateral vom Bulbus gelegenen Drüsen ziehen dorsal aufwärts, wie es im Schema, Taf. XXII, Fig. 3, angedeutet ist. Der ganze Muskelapparat erscheint wie ein Schwamm von Secret durchtränkt; im Muskelfilz konnte ich die Drüsengänge nicht mehr deutlich verfolgen, sondern es hat den Anschein, als ob allüberall in den Zwischenräumen zwischen den Muskelfasern Secret aufgespeichert wäre; sehr häufig sah ich breite Kanäle, ja ganze Lacunen voll Secret, die besonders im aufsteigenden Teil des Uterusganges gegen das Epithel des Lumens zu immer größer werden. Das Secret ergießt sich durch das Uterusgangepithel hindurch in das Lumen des Uterusganges und wird zweifelsohne durch eine Art Peristaltik und Kontraktion der Ringmuskulatur in das Atrium ausgepreßt. Daß eine so mächtige Muskulatur mit Nerven versorgt sein muß, ist klar; ich habe nur einen einzigen ansehnlichen Nervenstrang (*N* auf Taf. XXII, Fig. 4) beobachtet, welcher vom ventralen Markstrang her in den Copulationsapparat einmündet.

Bezüglich der physiologischen Bedeutung dieses Muskelorgans kann ich nur Vermutungen aufstellen, die sich allerdings aus der Anatomie und Histologie desselben mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit ergeben. Zunächst muß ich bemerken, daß dieses Organ einigermaßen

an das »rätselhafte Organ« erinnert, welches O. SCHMIDT für *Planaria lactea, Planaria torva, Pl. polychroa* und *Polycelis cornuta* fand und an das »muskulöse Drüsenorgan«, welches auch IIJIMA bei *Planaria lactea* und *Polycelis tenuis*, wo es in der Zweizahl vorkommt, nicht aber bei *Planaria polychroa* gefunden und beschrieben hat[1]. Man könnte beim ersten Anblick auch an eine Art »Adenodactylus« denken, wie solche v. GRAFF[2] für das Genus *Artioposthia* als Hilfsorgane für die Copulation und Eiablage beschrieben hat. Allein ein Vergleich zeigt, daß das von mir für *Dendrocoelum punctatum* beschriebene Gebilde ganz anders gebaut ist, als die von den erwähnten Autoren beschriebenen Organe, obschon ich ihm ähnliche Funktionen zuspreche als die betreffenden Forscher den von ihnen beschriebenen Gebilden. Was z. B. IIJIMA[3] von dem »muskulösen Drüsenorgan« schreibt, nämlich, daß es einen »Drüsenapparat« darstelle, und »daß seine muskulöse Wand dabei der Ejaculation des Secretes besondere Kraft erteilt«, und »daß es in Hinblick auf seine Bildung möglicherweise aus dem Vorraum hervorgestreckt werden könnte, vielleicht um bei der Kokonablage Hilfe zu leisten«, scheint mir für das muskulöse Organ des *Dendrocoelum punctatum* außer Zweifel gestellt und ich erblicke seine Hauptfunktion in erster Linie darin, als Copulationsorgan zu dienen, wobei es das zur Copulation notwendige Secret liefert. Es ist mit Rücksicht auf die anatomischen Verhältnisse die Annahme gerechtfertigt, daß die in den Vorraum hineinragende penisartige Bulbuspapille wie ein eigentlicher Penis durch die ihm gegenüberliegende Genitalöffnung bei der Copulation hervorgestreckt werden könne, um als Aufsaugapparat des Spermas aus dem copulierenden Individuum zu dienen und das Sperma in den Uterus bzw. in das Receptaculum seminis — als solches fasse ich den Uterus mit KENNEL[4] unbedingt auf — zu befördern. Das scheint mir die natürlichste auf der Hand liegende Erklärung, zumal wenn man bedenkt, daß ein eigner vorstreckbarer Penis dem männlichen Geschlechtsapparate fehlt. Die Ansicht KENNELS[5], daß dem »Drüsenorgan keine andre Rolle zugeteilt werden könne als diejenige der Hilfe bei Ablage und Befestigung des Kokons, oder auch eines Reizorgans bei der Begattung« scheint mir die Bedeutung dieses Organs — vorausgesetzt

[1] IIJIMA (39), S. 422 ff.

[2] v. GRAFF (31), S. 179 ff. und 226 ff.

[3] IIJIMA (39), S. 425.

[4] KENNEL (43), S. 458.

[5] KENNEL (43), S. 459.

daß ihm die soeben erwähnte Funktion zukommen soll — nicht zu erschöpfen. Die Ansicht HALLEZ'[1], daß das »rätselhafte Organ« O. SCHMIDTS ein Receptaculum seminis sei, in welchem Pseudospermatophoren enthalten seien, stellen meine Befunde an *Dendrocoelum punctatum* als eine völlig irrtümliche Anschauung hin. Übrigens widerruft HALLEZ selbst in einer späteren Arbeit diese Ansicht. Nach alledem, was wir über dieses Muskelorgan bei *Dendrocoelum punctatum* gehört haben, muß ich demselben eine hohe physiologische Bedeutung, sowohl als Drüsenorgan, in erster Linie aber als Copulationsorgan, zuerkennen. Ein Analogon finden wir ja auch bei den Terricolen; denn v. GRAFF[2] hat ähnliche Bildungen als Copulationsorgane für verschiedene Landplanarien beschrieben. So kommt es z. B. bei *Placocephalus fuscatus* und *Geoplana marginata* zur Ausbildung einer vorstülpbaren Ringfalte des Atrium femininum. »Manchmal — schreibt v. GRAFF — springt das weibliche Copulationsorgan sogar im Ruhestand in das Atrium vor, als eine dem Penis entsprechende Ringfalte. Und wie die Eigenmuskulatur des Penis sich bei höherer Ausbildung der Copulationsorgane nach vorn über den Ductus ejaculatorius und die Samenblase fortsetzt und diesen beiden nur selten die in Textfigur 17 u. 18. dargestellte ursprüngliche Selbständigkeit beläßt, so wird bei den Bipaliidae in der Regel auch der ganze Drüsengang in die Eigenmuskulatur der weiblichen Ringfalte einbezogen.« Mutatis mutandis paßt diese Schilderung fast ganz auf das muskulöse Uterusorgan bei unserm *Dendrocoelum punctatum*.

Die Gestaltung des Penis, die bei *Dendrocoelum punctatum* und *D. angarense* vollkommen übereinstimmt, und die in ihren Grundzügen gleichartigen Anlagen der übrigen Geschlechtsorgane bei hinreichender Verschiedenheit begründen die Aufstellung der beiden Formen als zwei Species desselben Genus. Der ganze Geschlechtsapparat erscheint bei *Dendr. punctatum* viel weitgehender differenziert, weshalb wohl *Dendr. angarense* den primitiveren Typus darstellt. Man kann sich das *Dendrocoelum punctatum* ohne weiteres aus *Dendrocoelum angarense* abgeleitet denken, indem das bulböse Copulationsorgan an der Ausmündungsstelle des Uterusganges sich anlegt, wobei die Oviducte sich naturgemäß dorsalwärts verschieben und durch die Atriumverhältnisse sich entsprechend anpassen müssen.

Graz, im Januar 1908.

[1] HALLEZ (33), S. 70.

[2] v. GRAFF (31), S. 168 ff. und die schematischen Textfig. 17—22, 36, 66, 67, 68.

Literaturverzeichnis.

1. D. BERGENDAHL, Einiges über den Uterus der Tricladen. Festschrift zum 70. Geburtstage R. LEUCKARTS. Leipzig 1892.
2. — Studier öfver Turbellarier II. . . . Physiogr. Sällsk. i Lund Handl. Ny Toljd. VII. Bd. Lund 1896.
3. BLOCHMANN, Die Epithelfrage bei Cestoden und Trematoden. Hamburg 1896.
4. A. BORELLI, Osservazioni sulla Planaria alpina (Dana) e catalogo dei Dendroceli d'acqua dolce trovati nell' Italia del Nord. Boll. Mus. Zool. ed Anat. comp. Torino. Tom. VIII. 137. Torino 1893.
5. L. BÖHMIG, Zur Kenntnis der Sinnesorgane der Turbellarien. Zool. Anz. X. Jahrg. Leipzig 1887.
6. — Untersuchungen über rhabdocöle Turbellarien. II. Plagiostomina und Cylindrostomina v. Graff. Diese Zeitschr. LI. Bd. Leipzig 1890.
7. — Übersicht der bisher bei Graz gefangenen Turbellarien. Mitt. d. naturw. Ver. für Steiermark. Jahrg. 1892. Graz 1893.
8. — Die Turbellaria acoela der Planctonexpedition. Kiel u. Leipzig. Lipsius und Tischer 1895. Ergebnisse der Planctonexpedition der HUMBOLDT-Stiftung. II. Bd. H. f.
9. — Arbeiten aus dem zoologischen Institut zu Graz. VII. Bd. Nr. 4. Tricladenstudien. I. Tricladida maricola. Leipzig 1906. Diese Zeitschr. LXXXI. Bd. 2. u. 3. Heft.
10. M. BRAUN, Bericht über die wissenschaftlichen Leistungen in der Naturgeschichte der freilebenden Würmer während der Jahre 1886—1887. Arch. f. Naturg. 53. Jahrg. II. Bd. Berlin 1887 (1888).
11. E. BRESSLAU, Referat über G. DORNER (BRAUN Nr. 970). Biol. Centralbl. IX. Jahrg. Leipzig 1902.
12. H. G. BRONN, Klassen und Ordnungen des Tierreiches. IV. Bd. Vermes. Turbellaria. Leipzig 1905.
13. J. CARRIÈRE, Die Augen von Planaria polychroa Schmidt und Polycelis nigra Ehrb. Arch. f. mikrosk. Anat. XX. Bd. 1882.
14. — Die Sehorgane der Tiere. München und Leipzig 1885.
15. G. D. CHICHKOFF, Recherches sur les Dendrocoeles d'eau douce (Triclades) in: Arch. de Biol. Tom. XII. Liège 1892.
16. A. COLLIN, Über Planaria alpina Dana. Sitzungsber. Ges. naturw. Forsch. Berlin 1891.
17. K. M. DIESING, Revision der Turbellarien. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien. XLIV. Bd. Abt. 1. 1862.
18. A. DUGÈS, Aperçu de quelques observations nouvelles sur les Planaires et plusieurs genres voisins. Ann. Sc. nat. 1. Sér. Tom. XXI. Paris 1830.
19. A. FRIČ u. V. VÁVRA, Untersuchungen über die Fauna der Gewässer Böhmens. Archiv d. naturw. Landesdurchforsch. v. Böhmen. IX. Bd. Nr. 2. Prag 1893.
20. O. FUHRMANN, Die Turbellarien der Umgebung von Basel. Revue suisse de Zoologie. Tom. II. Genève 1894.

21. G. Gerstfeldt. Über einige zum Teil neue Arten von Platoden, Anneliden, Myriapoden und Crustaceen Sibiriens. Mém. des savants étangers de l'Acad. St. Pétersbourg. Tom. VIII. 1858.
22. C. Girard. Brief account of the fresh water Planariae of the United States. Proc. Bost. Soc. Nat. Hist. Vol. III. 1851.
23. — Die Planarien und Nemertinen Nordamerikas. Nordamerik. Monatsb. Nat. u. Heilk. II. Bd.
24. — Recherches sur les Planariés et les Nemertiens de l'Amérique du Nord. Ann. Sci. Nat. Zool. Tom. XV.
25. Gmelin, Systema naturae. Ed. XIII. Tom. I. Pars VI. 1792.
26. L. v. Graff, Kurzer Bericht über fortgesetzte Turbellarienstudien. Diese Zeitschrift. XXX. Bd. Suppl. 1878.
27. — Kurze Mitteilungen über fortgesetzte Turbellarienstudien. II. Pl. limuli. Zool. Anz. 1879.
28. — Monographie der Turbellarien. I. Rhabdocoelida. Leipzig 1882.
29. — Die Organisation der Turbellaria acoela Leipzig 1891.
30. — Über das System und die geographische Verbreitung der Landplanarien. Verhandlungen d. deutschen Zool. Ges. VI. Versamml zu Bonn. Leipzig 1896.
31. — Monographie der Turbellarien. II. Tricladida terricola (Landplanarien). Leipzig 1899.
32. Ed. Grube, Beschreibung von Planarien des Baikalgebietes. Arch. f. Naturgesch. 38. Jahrg. I. Bd. Berlin 1872.
33. P. Hallez, Contributions à l'histoire naturelle des Turbellaries. Travaux de l'Institut zoologique de Lille et de la Station maritime de Wimereux. Fasc. II. Lille 1879.
34. — Embryogénie des Dendrocoeles d'eau douce. Paris 1887.
35. R. Hertwig, Über das Auge der Planarien. Jenaische Zeitschrift f. Naturwiss. N. F. XII. Bd. Supplement. Jena 1881.
36. R. Hesse, Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. II. Die Augen der Plathelminthen, insonderheit der tricladen Turbellarien. Diese Zeitschrift. LXII. Bd. Leipzig 1897.
37. R. Jander, Die Epithelverhältnisse des Tricladenpharynx. Zool. Jahrb. Abtlg. f. Anat. X. Bd. Jena 1897.
38. E. Jänichen, Beiträge zur Kenntnis des Turbellarienauges. Diese Zeitschrift. LXII. Bd. Leipzig 1896.
39. J. Ijima, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Süßwasserdendrocölen (Tricladen). Diese Zeitschrift. XL. Bd. Leipzig 1884.
40. — Über einige Tricladen Europas. Journ. Coll. of Sc. Imp. Univ. Japan. Tom. I. Tokyo 1887.
41. J. Keller, Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Süßwasserturbellarien. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. XXVIII. Bd. (N. F. XXI.) Jena 1894.
42. J. Kennel, Über einige dendrocöle Turbellarien. Sitzungsber. Dorpater Naturf. Ges. VIII. Bd. Dorpat 1887.
43. — Untersuchungen an neuen Turbellarien. Zool. Jahrb. Abtlg. f. Anat. und Ontog. der Tiere. III. Bd. Jena 1888/89.

44. E. Korschelt, in: Korschelt u. Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Spez. Teil Jena 1890.

45. K. Kraepelin, Die Fauna der Umgebung von Hamburg. Hamburg in naturw. u. mediz. Beziehung. Hamburg 1901.

46. K. Lampert, Zur Verbreitung deutscher Strudelwürmer. Jahreshefte Ver. vaterl. Naturk. Württemberg. 58. Jahrg. 1902. Stuttgart 1903.

47. — Über die Verbreitung der dendrocölen Strudelwürmer in Süddeutschland. Jahreshefte Ver. vaterl. Naturk. Württemberg. 60. Jahrg. Stuttgart 1904.

48. A. Lang, Das Nervensystem der marinen Dendrocölen. Mitteil. a. d. zool. Stat. zu Neapel. I. Bd. Leipzig 1879.

49. — Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie und Histologie des Nervensystems der Plathelminthen. IV. Das Nervensystem der Tricladen. V. Vergleichende Anatomie des Nervensystems der Plathelminthen. Mitteil. a. d. zool. Stat. zu Neapel. III. Bd. Leipzig 1881.

50. R. Lauterborn, Beiträge zur Fauna und Flora des Oberrheins und seiner Umgebung. II. Faunistische u. biologische Notizen. Separatabdruck aus Mitteil. d. Pollichia. Jahrg. 1904. Ludwigshafen 1904.

51. Fr. Leydig, Tafeln zur vergleichenden Anatomie. I. Heft: Zum Nervensystem und den Sinnesorganen der Würmer und Gliederfüßler. Tübingen 1864.

52. — Über Verbreitung der Tiere im Rhöngebirge und Maintal mit Hinblick auf Eifel und Rheintal. Verhandlungen d. naturhist. Ver. d. preuß. Rheinlande und Westfalens. 38. Jahrg. 4. Folge. VIII. Bd. Bonn 1881.

53. — Horae zoologicae. Jena 1902.

54. A. Luther, Planktologiska og hydrofaunistiska studier i Lojo sjö under sommaren 1901. Meddel. af Soc. pro Fauna et Flora Fennica. Häft 22 (1901—1902). Helsingfors 1902.

55. de Man, Tijdschrift d. Nederlandsche Dierkundige Vereeniging. I. Deel. 1874.

56. Mattiesen, Ein Beitrag zur Embryologie der Süßwasserdendrocölen. Diese Zeitschrift. LXXVII. Bd. 1904.

57. E. Metschnikoff, Über die Verdauungsorgane einiger Süßwasserturbellarien. Zool. Anz. 1878.

58. H. Micoletzky, Beiträge zur Morphologie des Nervensystems und Excretionsapparates der Süßwassertricladen. Zool. Anz. XXX. Bd. Nr. 21 u. 22. 1906.

59. C. S. Minot, Studien an Turbellarien. Arbeiten a. d. zool.-zoot. Institut zu Würzburg. III. Bd. Hamburg 1876—1877.

60. R. Monti, Sul sistema nervoso dei Dendroceli d'acqua dolce. Nota prima. Boll. scient. Nr. 2. Pavia 1896.

61. — Osservazioni ad alcune recensioni al mio lavoro »Sul sistema nervoso dei dendroceli d'acqua dolce«. Boll. scient. No. 1. Pavia 1898.

62. — Le condicioni fisico-biologiche dei laghi Ossolani e Valdostani in rapporto alla piscicoltura.

63. A. Mrázek, Referat über Vejdovsky (Bronn 761). Zool. Centralblatt. II. Jahrg. Leipzig 1895.

64. O. F. Müller, Zoologiae danicae prodromus seu animalium Daniae et Norvegiae indigenorum characteres, nomina et synonyma, imprimis popularium. Havniae 1776.

65. P. S. Pallas, Spicilegia Zoologica, quibus novae imprimis et obscurae animalium species iconibus, descriptionibus atque commentariis illustrantur. Fasc. X. Berolini 1774.

66. G. H. Parker, and F. L. Burnett, The reactions of Planarians with and without eyes to light. Amer. Journ. of Physiology. Vol. IV. No. 8. Boston 1900.

67. R. Pearl, The movements and reactions of Freshwater-Planarians. A study in animal Behaviour. Quart. Journ. Micr. Sc. N. S. Vol. XLVI. London 1903.

68. H. Sabussow, Tricladenstudien. IV. Erster vorläufiger Bericht über die von Herrn W. Garjajew im Baikalsee gesammelten Planarien. Ges. Naturf. Kais. Univ. Kazan. Tom. XXXVI. Heft 6. Kazan 1903.

69. — Über den Bau des Nervensystems von Tricladiden aus dem Baikalsee. Zool. Anz. XXVIII. Bd. Leipzig 1904.

70. — Über den Körperbau von Planaria wytegrensis n. sp. aus der Umgegend des Onegasees. Zool. Jahrb. Abtlg. f. Anat. u. Ontog. der Tiere. XXIII. Bd. 4. Heft. Jena 1907.

70a. Waldemar Schleip, Die Samenreifung bei den Planarien Zool. Jahrb. Abtlg. f. Anat. u. Ontog. d. Tiere. XXIV. Bd. 1. Heft. Jena 1907.

71. A. Th. Schmidt, Zur Kenntnis der Tricladenaugen u. der Anatomie von Polycladus gayi. Diese Zeitschrift. LXXII. Bd. Leipzig 1902.

72. O. Schmidt, Die dendrocölen Strudelwürmer aus den Umgebungen von Graz. Diese Zeitschr. X. Bd. Leipzig 1860.

73. K. C. Schneider, Lehrbuch der vergleichenden Histologie. Jena 1902.

74. M. Schultze, Zoologische Skizzen. Diese Zeitschr. IV. Bd. 1854.

75. E. Sekera, Ploštěnky (Turbellaria). Ottos böhmische Encyclopädie. Prag 1902.

76. W. A. Silliman, Beobachtungen über die Süßwasserturbellarien Nordamerikas. Diese Zeitschr. XLI. Bd. 1885.

77. W. Stimpson, Prodromus descriptionis animalium evertebratorum, quae in expeditione ad Oceanum Pacificum etc. Pars I. Turbellaria dendrocoela. Proc. Acad. Nat. Sci. Philad. Vol. IV. 1857.

78. F. Stoppenbrink, Die Geschlechtsorgane der Süßwassertricladen im normalen und im Hungerzustande. Verh. d. naturh. Ver. d. preuß. Rheinlande. 61. Jahrg. Bonn 1904.

79. — Der Einfluß herabgesetzter Ernährung auf den histologischen Bau der Süßwassertricladen.

80. F. Vejdovský, Zur vergleichenden Anatomie der Turbellarien. Diese Zeitschr. LX. Bd. Leipzig 1895.

81. C. Vogt, in: Vogt u. Yung, Lehrbuch der praktischen vergleichenden Anatomie. Mesostomum Ehrenbergii. I. Bd. Braunschweig 1888 (1884).

82. W. Voigt, Planaria alpina Dana bei Bonn. Verh. naturh. Ver. 48. Jahrg. Bonn 1891.

83. W. Voigt, Karten über die Verbreitung von Planaria alpina und Planaria gonocephala im Siebengebirge u. am Feldberg und Altkönig im Taunus. Sitzungsber. Niederrhein Ges. zu Bonn 1892.
84. — Planaria gonocephala als Eindringling in das Verbreitungsgebiet von Planaria alpina und Polycelis cornuta. Zool. Jahrb. Abtlg. f. Systematik. VIII. Bd. Jena 1895.
85. — Über Tiere, die sich vermutlich aus der Eiszeit her in unsern Bächen erhalten haben. Verh. d. naturh. Ver. d. preuß. Rheinlande usw. 52. Jahrg. Bonn 1895.
86. — Die Einwanderung der Planariaden in unsre Gebirgsbäche. Verh. d. naturh. Ver. d. preuß. Rheinlande usw. 53. Jahrg. Bonn 1896.
87. — Künstlich hervorgerufene Neubildung v. Körperteilen bei Strudelwürmern. Sitzungsber. d. niederrhein. Ges. f. Natur- u. Heilkunde zu Bonn 1899.
88. — Die Ursachen des Aussterbens von Planaria alpina im Hundsrückengebirge und von Polycelis cornuta im Taunus. Verh. d. naturh. Ver. d. preuß. Rheinlande usw. 58. Jahrg. Bonn 1901 (1902).
89. W. Volz, Die Verbreitung einiger Turbellarien in den Bächen der Umgebung von Aarberg. Mitt. d. naturh. Ges. Bern 1900.
90. W. Weltner, Dendrocoelum punctatum Pallas bei Berlin. Sitzungsber. d. kgl. preuß. Akad. d. Wiss. zu Berlin. 1887.
91. — Über die Planarien bei Berlin, insbesondere über Dendrocoelum punctatum Pallas. Sitzungsber. d. Ges. naturh. Freunde in Berlin. Jahrg. 1888.
92. J. Wenig, Beiträge zur Anatomie einiger Organe der Süßwasserplanarien. Sitzungsber. d. kgl. böhm. Ges. d. Wiss. Jahrg. 1901. Prag 1902.
93. W. M. Wheeler, Syncoelidium parasiticum a new marin Triclad. Journ. of Morphology. Vol. IX. Nr. 2. Boston 1894.
94. J. Wilhelmi, Beiträge zur Kenntnis der Verbreitung und Biologie der Süßwassertricladen. Zool. Anz. XXVII. Bd. Leipzig 1904.
95. — Über d. Excretionsorgane d. Süßwassertricladen. Zool. Anz. XXVIII. Bd. Leipzig 1905.
96. W. Woodworth, Contributions to the Morphology of the Turbellaria. II. On some Turbellaria from Illinois. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard College. Vol. XXXI. Nr. 1. Cambridge, Mass. 1897.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenerklärung:

a, vordere Längsnerven;
atep, Epithel des Atrium genitale;
atf, Atrium genitale femininum;
atg, Atrium genitale;
atm, Atrium genitale masculinum;
au, Auge;
bm, Basalmembran;
c, c^2, c^4 usw., Commissuren zwischen den Marksträngen;
ca, ca^{1-3}, Commissuren zwischen den vorderen Längsnerven *a*;
cda, vordere Gehirncommissur (Faserbrücke);
cdr, cyanophile Drüsen, bzw. Drüsengänge;
cil, Cilien;
cm, cm^{1-5}, mittlere Gehirncommissur;

cp, hintere Gehirncommissur;
D, Darm;
de, Ductus ejaculatorius;
Dep, Darmepithel;
diaph, Diaphragma der Vesicula seminalis (*Pl. gonocephala*);
dilm, Dilatatoren des Atrium genitale und des Penis;
dilmp, Dilatatoren des Penisausführungsganges (*Dendr. punctatum*);
dra, Drüsenausführungsgänge;
drb, Bulbusdrüsen;
drd, Drüsengänge;
drdd, Schalendrüsen;
drz, Drüsenzellen;
dvm, dorsoventrale Muskelfasern;
dvml, dorsoventrale, lateral an der Seite des absteigenden Teiles des Uterusganges von *Dendr. punctatum* verlaufende Muskelfasern;
dvml[1], dorsoventrale, lateral an der Seite des aufsteigenden Teiles des Uterusganges von *Dendr. punctatum* verlaufende Muskelfasern;
edr, eosinophile Drüsen bzw. Drüsengänge;
ep, Epithel;
ex, Excretionskanal;
expd, dorsale Excretionsporen;
expv, ventrale Excretionsporen;
gh, Gehirn;
glz, Ganglienzellen;
hm, Hebemuskel (Haftwulst von *Dendr. punctatum*);
krm, sich kreuzende, bzw. schräg verlaufende Muskelfasern;
lhm, laterale Hebemuskel (*Dendr. punctatum*);
lm, Längsmuskelfasern;
lma, äußere Längsmuskelfasern;
lmi, innere Längsmuskelfasern;
m, Muskel;
matg, Muskulatur des Atrium genitale;
mes, Mesenchym;
msph, Muskel-Sphincter;
mu, Mund;
n, Kern;
N, Nerv;
*N*I—V, vordere Gehirnnerven;
Ncd, *Ncd*1—7, dorsal verlaufende Gehirnnerven;
Ncl, *Ncl*1—8, an der Ventralfläche lateral verlaufende Gehirnnerven (Seitennerven);
Ne, hinterer Längsnervenstamm (Markstrang);
nf, Neurofibrillen;
Nopt, Nervus opticus;
Npsl, Seitennerven, von den Marksträngen abzweigend;
nrhbz, Kern der Rhabditenbildungszellen;
ov, Keimstock (Ovar);
ovd, Oviduct (Eileiter);
ovdv, vereinigter Ausführungsgang der Oviducte;
pap, Penispapille;
pat, Tasche der Papille des Copulationsorgans (*D. punctatum*);
pen, Penis;
penb, penisartiger Endteil des Copulationsorgans (*D. punctatum*);
pep, Penisepithel;
pg, Genitalporus;
ph, Pharynx;
pht, Pharyngealtasche;
plf, Plasmafibrillen;
rdm, Radiärmuskelfasern;
rem, Retractoren;
rf, Ringfalte;
rh, Rhabditen;
rhbz, Rhabditenbildungszellen;
rl, Randleiste (*D. punctatum*);
rm, Ringsmuskelfasern;
rmi, innere Ringmuskelfasern;
rs, Receptaculum seminis;
s, Secret;
sNl, *sNl*1—9, laterale Gehirnsinnesnerven;
sti, Sehstiftchen;
stia, äußeres Stück des Sehstiftchens;
stii, inneres Stück des Sehstiftchens;
sz, Sinneszellen;
trm, Transversalmuskelfasern (*D. punctatum*);

ut, Uterus = Receptaculum seminis;
utg, Uterusgang;
utg[1], absteigender Schenkel des Uterusganges (*D. punctatum*);
utg[2], aufsteigender Schenkel des Uterusganges (*D. punctatum*);
v, blasige Erweiterung des *de*;
vd, Vas deferens;
Vor, Vorraum des *atg*;
vs, Vesicula seminalis;
vst, Verbindungsstück zwischen *sti* u. *wst*;
wa, *ws*, Wurzeln des Nerven *Ncl*;
wst, Wurzelstück des Sehstiftchens.

Tafel XXI.

In allen schematischen Figuren ist gewöhnliches Epithel grau, Drüsenepithel schwarz gehalten, eingesenktes Epithel gestrichelt. Die einzelnen Figuren (ausgenommen Fig. 2, 3 u. 5 auf Taf. XXII) sind mit Hilfe des Zeichenprismas in der Höhe des Objekttisches gezeichnet, und wo nichts bemerkt ist, bei nicht ausgezogenem Tubus (Reichert, Mikroskop).

Fig. 1. *Dendrocoelum punctatum.* Schema des Copulationsapparates. Obj. I, Oc. II (mit ausgezogenem Tubus,; 31 lin.).

Fig. 2. *Planaria gonocephala.* Teil eines Querschnittes durch ein Gehirnganglion. 70 μ hinter den Augen. Sublimat; Hämatoxylin-Eosin. Obj. IV, Oc. II (65 lin.).

Fig. 3. *Planaria gonocephala.* Detail aus einem Sehkolben. Sublimat; Hämatoxylin-Eosin. Wasserimmersion Zeiss, Oc. II.

Fig. 4. *Planaria gonocephala.* Sehkolben. Chrom-Osmium-Essigsäure; Eisenhämatoxylin. Wasserimmersion Zeiss, Oc. II.

Fig. 5. *Planaria gonocephala.* Rhabditenbildungszellen aus dem Epithel der Dorsalseite. Sublimat; Hämatoxylin-Eosin. Obj. VIII *a*, Oc. II.

Fig. 6. *Planaria gonocephala* aus Kislowódsk nach einem Alkoholpräparat (4 lin.).

Fig. 7. *Dendrocoelum angarense.* Schema des Copulationsapparates. Obj. I*a*, Oc. II (20 lin.).

Fig. 8. *Planaria gonocephala* aus Kislowódsk. Schema des Copulationsapparates. Alkohol; Eisenhämatoxylin. Obj. IV, Oc. II (65 lin.).

Fig. 9. *Planaria gonocephala* aus Graz. Schema des Copulationsapparates. Sublimat; Hämatoxylin-Eosin. Obj. IV, Oc. II (65 lin.).

Tafel XXII.

Fig. 1. *Dendrocoelum angarense.* Medianer Längsschnitt durch den Penis. Obj. I*a*, Oc. II (mit ausgezogenem Tubus; 31 lin.).

Fig. 2. *Planaria gonocephala.* Habitusbild, darstellend die Sinneszellen, Excretionsporen und das Nervensystem (14 lin.).

Fig. 3. *Dendrocoelum punctatum.* Rein schematischer Querschnitt in der Höhe des penisartigen Endstückes des Copulationsbulbus.

Fig. 4. *Dendrocoelum punctatum.* Querschnitt durch den Copulationsbulbus etwas vor der hinteren Umbiegungsstelle des Uterusganges. Obj. IV, Oc. II (65 lin.).

Fig. 5. *Planaria gonocephala.* Rein schematische Darstellung einer Gehirnhälfte.

Tafel XXIII.

Fig. 1. *Dendrocoelum punctatum.* Querschnitt durch den Penis, ungefähr 90 μ vor der Einmündungsstelle der Vasa deferentia in die Vesicula seminalis (die äußeren Partien sind nur schematisch angedeutet). Obj. IV, Oc. II (65 lin.).

Fig. 2. *Dendrocoelum punctatum.* Querschnitt durch den Haftwulst (ungefähr 390 μ vom Vorderrand entfernt). Obj. IV, Oc. II (65 lin.).

Über die Histologie und Histogenese der sogenannten Punktsubstanz Leydigs in dem Bauchstrange der Hirudineen.

Von

Emanuel Mencl
(Prag).

(Aus dem zoologischen Institut der böhmischen Universität Prag.)

Mit Tafel XXIV—XXV.

Es gibt kaum ein anderes Gebiet in der Histologie, das so gründlich und mittels so zahlreichen und bis ins einzelnste specifischen Methoden bearbeitet wurde, als die Neurohistologie. Und es ist bekanntlich gerade das Nervensystem der Vertebraten, in dem so zahlreiche Details bekannt geworden sind, daß es heute sehr schwer ist, in dieser Beziehung eine vollkommene Übersicht zu gewinnen. Parallel damit geht der Umstand, daß, wie bereits erwähnt, auch die Technik auf diesem Gebiet so vollkommen geworden ist, daß irgend ein Vergleich mit andern Gebieten, es seien dieselben noch so wichtig, überhaupt nicht möglich ist. Obzwar also die neueste Zeit die Histologie und Histogenese — hauptsächlich aber die erstere — des Nervensystems der Wirbeltiere um so zahlreiche und nicht einmal geahnte Entdeckungen bereichert hatte, so daß es unmöglich war, daß diese an den Vertebraten gemachten Erfahrungen ohne Einfluß auf unsre Vorstellungen von dem Nervensystem der Evertebraten blieben, so ist doch das Nervensystem der letzteren fast ganz unbeachtet, mindestens in der neuesten Zeit, geblieben. Es waren gerade die neuesten Entdeckungen, die die Aufmerksamkeit auf die Vertebraten gelenkt, obzwar es in den älteren Zeiten immer umgekehrt der Fall war. Es erscheint also wünschenswert, auf den modernsten Grundlagen auch das Nervensystem der Wirbellosen zu erforschen — um so mehr, als sich aus der Fülle der verschiedenartigsten Erkenntnisse neuer Zeit der Gedanke von der Einheitlichkeit in dem Baue des ganzen Tier-

reiches immer mehr und mehr emporhebt und immer neue und neue Stützen und Gründe gewinnt.

Die vorliegenden Untersuchungen sind keineswegs vollkommen und abgeschlossen — ich bespreche hier zum Beispiel nicht im entferntenten eine ganze Menge von strittigen Fragen, an die es in der Lehre von der Entwicklung und dem Bau des Nervensystems der Wirbellosen nicht mangelt —, nicht einmal die ganze einschlägige Literatur wird hier berücksichtigt. Dies läßt sich jedoch so erklären, daß in der ganzen riesigen, unsern Gegenstand behandelnden Literatur eine lange Reihe von verschiedenartigsten Abhandlungen paradiert, die nur das, was vor denselben gesagt, wiederholen und nichts Neues darbieten, indem sie, mit alten Sachen und Begriffen operierend, nur höchstens neue Details hinzufügen. Solche erstarrte Begriffe sind unter andern auch die LEYDIGsche »Punktsubstanz« einerseits und das »Hyaloplasma« anderseits. Es konnten zahlreiche Autoren noch so verschiedenartige Namen diesen Begriffen beilegen — im wesentlichen ist alles gleich geblieben. Und was endlich die Entwicklung betrifft, so hat man seine Aufmerksamkeit nur den ersten Entwicklungsstufen gewidmet, die Histogenese aber, mit Ausnahme VEJDOVSKÝS, blieb vollkommen vernachlässigt und unbeachtet.

Aus diesen und andern Gründen muß man die ganz dunkle Frage von dem Bau und Entstehen des Nervensystems der Wirbellosen auf Grund von neuesten Methoden von neuem vollkommen durcharbeiten. Und den ersten Versuch zu dieser riesigen Arbeit soll diese Mitteilung bilden. Aus diesem Grunde also habe ich nur das in der Literatur berücksichtigt, was mit diesem winzigen Bruchstück des kolossalen Ganzen am engsten zusammenhing.

Ich bemerke gleich anfangs, daß man mit den einfachsten und geläufigsten Präparationsmethoden bei der Lösung der uns beschäftigenden Fragen vollkommen ausreichen kann, abgesehen von den von mir benutzten zwei Methoden, nämlich der silbernen nach RAMÓN Y CAJAL und der goldenen nach APÁTHY zum Zwecke der Färbung von Neurofibrillen; die letzteren habe ich für die erwachsenen Exemplare von *Glossiphonia sexoculata*, mit der ich fast durchweg gearbeitet, und überdies auch bei *Nephelis* und vergleichsweise vorläufig auch bei *Lumbriculus* und *Rhynchelmis* benutzt.

Was die Fixationsmittel betrifft, so habe ich größtenteils folgende Lösung gebraucht:

1) Eine konzentrierte (kalt) Sublimatlösung;
2) Aqua destillata aa 500 g;

3) Acidi chromici puriss. (MERCK) 0,5—1,0 g;

4) Eine Spur von Acid. acet. glac.

Dieses Fixationsmittel ist, wie zahlreiche Erfahrungen in unserm Institut gezeigt haben, sehr vorteilhaft, am vortrefflichsten jedoch ist es für die verschiedensten Enchytraeidengattungen. Für mein spezielles Material zeigte sich diese Methode, um recht scharfe und überzeugende Bilder zu erzielen, gewissermaßen unzulänglich, obgleich dieselbe auch hier keineswegs ganz unbrauchbar erscheint. Ich muß meinerseits diese Wirkung dem Umstande zurechnen, daß das Vorhandensein der Chromsäure in der Fixationsflüssigkeit ungünstig auf die Färbbarkeit der bisher nur wenig differenzierten Embryonalgewebe wirkt, hauptsächlich indem man, wie es bei meinen Untersuchungen der Fall war, faßt ausschließlich die Hämatoxyline benutzt. Ein größeres Quantum von Chromsäure in den Fixationsmitteln kann, selbst wenn man auch recht präzise und mit allen Kautelen vorschreitet, eine ganz diffuse Färbung verursachen. Das gilt hauptsächlich von dem HEIDENHAINschen Eisenhämatoxylin, obzwar dasselbe auch bei der Anwendung von den Hämatoxylingemischen, z. B. von EHRLICH, DELAFIELD usw., der Fall ist.

Für die frühesten Entwicklungsstadien, wo nämlich der Eidotter recht massenhaft vorhanden ist, kann man die auf die Hälfte mit destilliertem Wasser versetzte, ursprünglich konzentrierte Sublimatlösung, eventuell mit einer Spur von Eisessig angesäuert, am wärmsten empfehlen; für die vorgeschrittenen Stadien jedoch erscheint eine reine konzentrierte Sublimatlösung am vorteilhaftesten. Hauptsache bei allen hier angeführten Fixationsmitteln ist die längere Einwirkung derselben, mindestens 24 Stunden. In einigen Fällen ist es vorteilhaft, die Lösungen länger einwirken zu lassen. Eine kürzere Zeit führt durchweg zu recht dürftigen Resultaten. Die erwähnte unangenehme Wirkung von Chromsäure wird aufgehoben, wenn man die Färbung mittels Karmingemischen anwendet, welcher Umstand auch die andern Chromverbindungen, als Fixierungsmittel benutzt, betrifft, was bereits aus einer ganzen Reihe von älteren Präparationsmethoden, und hauptsächlich der Stückfärbung (z. B. mittels Boraxkarmin), hervorgeht. Was jedoch den Pikromagnesiakarmin betrifft, so sei ausdrücklich bemerkt, daß das Auslassen von Chromaten eher zum Guten wird, als umgekehrt.

Es herrscht übrigens auch hier die bekannte Regel, daß man in einer großen Reihe von Objekten mit gewisser Methode zu den glänzendsten Resultaten gelangt, um gleich darauf zu erkennen, daß

dieselbe Methode bei einem einzigen Objekt derselben oder ähnlicher Gattung ganz fehlgegangen ist. Auch andre Umstände, leider schwer zu erkennen, spielen hier mit. Ich habe z. B. durchweg gleichzeitig eine beträchtliche Menge von Objekten fixiert, alle gleichzeitig und unter denselben Bedingungen — sie waren immer alle beisammen in demselben Gefäß, mit denselben Reagenzien usw. behandelt — bearbeitet, die doch am Ende unter dem Mikroskop verschieden gut erschienen. Dieser gewiß denjenigen, die sich jahrelang mit der mikroskopischen Technik befassen, ganz gut bekannte und manchmal sehr überraschend und auffallend hervortretende Umstand läßt sich gewissermaßen auch dadurch erklären, daß sich die einzelnen Objekte im Moment der Fixierung in verschiedenen physiologischen, und damit auch chemischen Zuständen befinden. Es ist zum Beispiel sogar demjenigen, der bisher erst etliche 30 oder 40 Präparate verfertigt, ganz gut bekannt, in welchem Maße der Umstand auf das Gelingen des Präparates wirkt, ob und in welchem Maße der Verdauungstractus gefüllt ist, und noch mehr, welchen geradezu unglaublichen Einfluß die Qualität der ebendaselbst vorhandenen Nahrung auf die Brauchbarkeit der Serien auszuüben pflegt. Außerdem gibt es noch andre zahlreiche, wenig bekannte oder bisher vollständig rätselhafte Wirkungen auf unsre Fixations- und Färbemittel.

Für die niedrigsten Stadien, wo die Gewebe im Verhältnis zu den riesigen Dottermassen nur äußerst unbedeutende Häutchen vorstellen, ist es unvorteilhaft von der Heidenhainschen Methode Gebrauch zu machen, um so mehr, da in solchen Stadien außerdem die gesamten Zellen von größeren oder kleineren Dotterpartikelchen durchsetzt werden. Diese Regel gilt nicht nur für mein hier zu besprechendes Objekt, sondern in demselben Maße auch für die andern ähnlichen. Die Dotterkügelchen fast aller Tierarten behalten die Farbe durchaus sehr hartnäckig, mehr sogar als die vorhandenen Nucleolen, abgesehen von andern Kernbestandteilen. Da in solchen Fällen das tiefschwarz gefärbte Dotter in den bereits differenzierten Zellen die Grenzen unter den einzelnen Zellen verschwinden macht und sogar den Kern und die jeweiligen Strukturen und Merkmale der Organ- und Gewebsanlagen zu verdecken pflegt, so ist an Stelle des Eisenhämatoxylins Pikromagnesiakarmin am wärmsten zu empfehlen. Bei dieser Tinktionsweise erscheint das Protoplasma fast rosafarben, die Kerne dagegen glühend rot; der Dotter zeigt regelmäßig eine auffallende Affinität zur in dem Farbstoffe reichlich vertretenen Pikrinsäure und wird infolgedessen rein gelb. Diese Tinktion ist für das Studium

der niedrigsten Entwicklungsstufen die vorteilhafteste; ich habe dieselbe während der vorliegenden Untersuchungen nur wenig gebraucht, da es für meine Zwecke vollkommen genügte von späteren Stadien auszugehen, und zwar schon von solchen, wo der Dotter keineswegs in solcher Menge in den Geweben vorkam, daß er die Beobachtung zu stören oder schwieriger zu machen vermochte, so daß die eben erwähnten Gründe völlig weggefallen sind.

Fast durchaus habe ich die so allgemein eingebürgerte wie exzellente Heidenhainsche Methode benutzt, mit welcher ich an den verschiedenartigsten und zahlreichsten Objekten solche Bilder erzielte, daß ich sie kaum für universal halten kann. In einem Punkte ist sie mit der Apáthyschen Vergoldungsmethode vergleichbar: wenn mit beiden die äußerst specifische Tinktion nicht gelingt, so liefern sie doch sehr brauchbare Präparate, mindestens so brauchbare wie die andern Hämatoxyline usw. Ich habe mich von der höchsten Specifizität des Heidenhainschen Eisenhämatoxylins sehr oft an den von Wirbeltieren stammenden Nervenpräparaten überzeugt. So habe ich zwar am verschiedenen Materiale, jedoch unter denselben Bedingungen (was die Fixation und die Vorbehandlung der Präparate betrifft) einmal äußerst electiv das Neurokeratin gefunden, andre Male die Neurite, oder die Ependymfasern, oder aber waren die Zellen gewisser Bezirke oder Strahlungen recht kontrastiv gefärbt worden, wie z. B. die Nervenfortsätze der Ganglienzellen der Oliva superior, oder die Opticusstrahlung usw. Man könnte eine ganze Menge ähnlicher Beispiele aus der Literatur zusammensuchen, und zwar nicht nur was die Vertebraten, sondern auch was die Evertebraten betrifft, wozu ich einen neuen Beweis weiter unten abzugeben imstande bin. Welche Umstände dabei zu entscheiden haben, kann ich vorläufig nicht sagen — es ist klar, daß wir die Heidenhainsche Eisenhämatoxylin-Färbung keineswegs insoweit beherrschen, als wir im voraus bestimmen könnten, welche histologischen Elemente ganz electiv gefärbt werden. Es scheint mir, daß dabei die Verlängerung der Fixation eine nur untergeordnete Rolle spielt. Joseph gibt (l. c.) an, daß man vorzügliche Bilder der Neuroglia mittels Eisenhämatoxylin dann erhalten kann, wenn man eine Fixation mit Sublimat-Kochsalz vorausschickt. Ich jedoch habe, wie bereits erwähnt, bei verschiedenem Material manchmal die Muskeln, andre Male Bindegewebe, oder Neuroglia oder Ependym usw. köstlich differenziert erhalten, und zwar nach den verschiedenartigsten Fixationen, so z. B. nach Sublimat-Pikrinsäure, nach reinem konzentrierten Sublimat oder mit Essigsäure,

oder verdünnt, mit oder ohne Essigsäure usw. Auch nach Alkoholformol oder, wie E. Müller angibt, nach Chromverbindungen erhält man manchmal sehr elective Bilder. —

Ich habe größtenteils von Heidenhainschen Präparaten ohne jegliche Nachfärbung Gebrauch gemacht, hauptsächlich da, wo es sich mir um die Kernlage oder feinere Strukturen handelte. Die übrigen Serien habe ich mittels Orange G, selten auch mit Eosin oder Fuchsin S, lieber mit Bordeaux R oder Lichtgrün nachgefärbt. Eine zuweilen recht brauchbare Kombination der Plasmafarbstoffe ist diejenige mit Eosin und Orange G.

Wie ich noch weiter unten erwähnen werde, habe ich recht gute Resultate und sehr instruktive Bilder mittels einer andern Kombination erhalten. Ich meine die Tinktion nach Delafield mit gleichzeitiger Nachfärbung mittels Orange G (Grübler), wo aber mit dem Hämatoxylingemisch gewissermaßen überfärbt wurde. Die auf diese Weise behandelten Schnittserien waren dadurch charakterisiert, daß sich hier die Zellkomponenten durch ihre tief violette Farbe von der orangefarbenen »Punktsubstanz« sehr leicht unterscheiden lassen, so daß man die Form- und Strukturverhältnisse der ersteren bis in die feinsten Details ziemlich leicht verfolgen konnte. Ähnliche Resultate hat mir die Überfärbung durch Delafield und nachfolgende Nachfärbung mit Pikrinsäure, mit Säurefuchsin kombiniert (nach van Gieson), geliefert. Es sei vorläufig hervorgehoben, daß die eben erwähnten Färbungen die eigentliche Punktsubstanz entweder als eine fibrilläre gekörnelte, netzartige oder sogar homogene Masse erscheinen lassen, wogegen die Heidenhainsche Methode der Färbung sogar in dem Fall, wo eine specifische Nervenfibrillentinktion mißlang, die wahren Bauverhältnisse der Punktsubstanz mit ziemlich großer Genauigkeit erkennen läßt.

Um die alten Angaben besser beurteilen zu können, habe ich eine Reihe von *Glossiphonia*- und *Nephelis*-Serien mittels karminhaltigen Farben behandelt. Solche Serien wurden aus einem mit Chromsäure fixierten Material hergestellt, wobei ich eine mit einer Spur Eisessig angesäuerte oder aber eine reine Chromsäurelösung von drei Konzentrationsgraden, und zwar eine 2 %ige, eine $^1/_2$%ige und eine 1 %ige Lösung benutzte. Die auf diese Weise erhaltenen Resultate waren in allen sechs Modifikationen fast dieselben. Ich halte es für möglich, daß das schwierige und langsame Eindringen der Chromsäure (und der Chromsalze überhaupt) in die Gewebe allein daran schuld ist, daß vorzugsweise in wenig resistenten und hauptsächlich in wenig homo-

genen Organen netzartige Strukturen verursacht werden, die die wahren Strukturverhältnisse mehr oder weniger zu verdecken pflegen.

In manchen Fällen, wie ich schon weiter oben angeführt habe, ähneln die mittels konzentriertem Sublimat und der nachfolgenden Behandlung mit Eisenhämatoxylin erhaltenen Bilder fast ganz denjenigen, die man mittels der goldenen Methode nach Apáthy oder der nach Ramón y Cajal erhält. Für das Studium, wie sich die Neurofibrillen in dem Innern von Ganglienzellen verhalten, taugen sogar die gelungensten Heidenhainschen Präparate selbstverständlich nicht, obzwar es mir auch in dieser Hinsicht gelungen ist, hier und da eine scharfe Differenzierung der Neurofibrillen im Zellleibe zustande zu bringen; solche Fälle sind jedoch nur spärlich und dann noch unvollkommen. Auch werden durch die Heidenhainsche Methode nicht einmal sämtliche Neurofibrillen außerhalb der Ganglienzellen, also in den Ganglien sowie in den Connectiven dargestellt, sondern immer nur ein Teil derselben, was man leicht nachweisen kann, indem man solche Präparate mit denjenigen nach Ramón y Cajal und Apáthy vergleicht. Manchmal scheint die Färbung der Neurofibrillen vollständig zu sein — und doch ist hier die höchste Vorsicht am Platze. Wir können trotz den eben angeführten zwei Eigenschaften behaupten, daß die Heidenhainsche Methode — natürlich nur dann, wenn dieselbe musterhaft ausgeführt wird — allein und für sich für die Lösung der Frage von dem Bau der Punktsubstanz als völlig ausreichend bezeichnet werden kann.

Die Apáthysche Goldchloridmethode hat mir in einigen Fällen ganz brauchbare Präparate geliefert; nur der Fibrillenverlauf und die Körbchen in den Nervenzellen konnten auf meinen Serien größtenteils nicht beobachtet werden. Auch ist die ganze Fläche der Präparate zu dunkelrot ausgefallen, so daß sich die schwärzlichen Neurofibrillen von derselben wenig scharf abheben; schuld daran ist jedoch nicht die Präparation selbst, sondern eher die Provenienz der Reagenzien, die bekanntlich in manchen Fällen eine ziemlich große Rolle spielen kann. Zur Verwendung sind in meinem Fall entweder das A. chlorat. flavum oder A. chlor. fuscum, oder aber ein Gemisch beider gekommen, wobei ich jedoch die Wirkungsunterschiede beider bisher nicht näher studiert habe.

Die Ramón y Cajalsche erste Pyrogallolmethode endlich führt zu den schönsten Resultaten, wozu hauptsächlich der scharfe Kontrast zwischen den gelben nicht nervösen und tiefschwarzen Nervenelementen beiträgt. Es scheint mir, daß gerade die Schärfe der

schwarzen Neurofibrillen auf dem hellen Grund auf den CAJALschen Präparaten die Fibrillen ein wenig dicker erscheinen läßt, als es auf den vergoldeten Schnitten der Fall ist.

Alle meine Versuche mit der BETHEschen Molybdän- und Toluidinmethode, sowie die früher schon, sowie jetzt angestellten Experimente mit Hämatein I A. von APÁTHY sind leider, trotz allen möglichen Kautelen, durchaus erfolglos geblieben.

Was endlich die Silberimprägnation von GOLGI anbelangt, so muß ich bemerken, daß ich von derselben bei Gelegenheit der vorliegenden Untersuchungen nie Gebrauch gemacht habe, da dieselbe meiner Überzeugung nach nicht imstande ist, für unsre Frage etwas beizutragen.

Einer besseren Übersicht wegen will ich an dieser Stelle so kurz als möglich eine Schilderung der gröberen Bauverhältnisse des Nervenstranges vorausschicken. Es erscheint als vorteilhaft, zwei Bestandteile des Bauchstranges zu unterscheiden, nämlich die Ganglien und die dieselben verbindenden Connective.

Die Connective bestehen bekanntlich aus zwei parallel laufenden, von je einer bindegewebigen Hülle umgebenen Strängen, so daß je zwei und zwei hintereinander liegende Ganglienknoten durch zwei nebeneinander laufende Connective verbunden sind.

Die Ganglienknoten zeigen auf dem Durchschnitt zwei vollkommen kongruente Hälften, was durch mehrere Umstände bewerkstelligt wird: Erstens ist es ein ziemlich tiefer medianer und dorsaler Einschnitt, der mit mehr oder minder zahlreichen zur Neurilemmscheide gehörigen Bindegewebselementen erfüllt ist, zweitens die Lage der »Medianzellen« der früheren Autoren und deren dorsalwärts gerichteter Fortsätze, und endlich eine auffällige »Quercommissur«, die auf den mittels der silbernen Pyrogallolmethode nach R. Y CAJAL behandelten Präparaten eine mächtige Nervenfibrillenkreuzung vorstellt, welche, den lateralen Ganglienzelllagen entstammend, gegen die gegenüberliegende Hälfte des Ganglions, nachdem sie sich mit den Neurofibrillen der andern Seite in der Mittellinie gekreuzt, streben, von wo sie in die Nervenwurzel übergehen, oder aber sich in dem Ganglion nach vorn oder nach hinten umbiegen, um dann in einen peripheren Nerven eines andern Nervensegmentes einzumünden.

Die Mitte eines jeden Ganglions nimmt die bekannte, auf verschiedenste Weise beschriebene und aufgefaßte Punktsubstanz ein; die Peripherie derselben jedoch wird jederseits von je zwei lateralen und zwei ventralen Ganglienzelllagen bedeckt, so daß z. B. auf einem

Querschnitt die Punktsubstanz von drei die Ganglienzellen enthaltenden Segmenten flankiert wird, nämlich von zwei lateralen und einem ventralen; auf einem Horizontalschnitt erblicken wir jederseits zwei Ganglienzellgruppen, zusammen also vier laterale Gruppen; auf einem Sagittalschnitte lassen sich zwei ventrale Zellconglomerate konstatieren, die also hintereinander zu liegen kommen. In diesem letzteren Fall wird die Grenze zwischen beiden ventralen Zellgruppen durch die Berührung des niedrigsten ventralen Punktes an der Konvexität der Punktsubstanz mit der Neurilemmscheide bestimmt. Die lateralen, aufeinander folgenden Ganglienzellgruppen sind in der Mitte der Ganglionanschwellung durch die Nervenstämme voneinander gehalten. Die lateralen Zellgruppen sind endlich von den ventralen mittels Bindegewebszügen der Neurilemmscheide getrennt, so daß an dieser Stelle sowie auch auf einigen andern das innere und äußere Neurilemm in Verbindung stehen. Diese Verhältnisse hat übrigens u. a. BRISTOL für *Nephelis* und in der neueren Zeit (1905) SCHMIDT für *Branchiobdella* beschrieben, abgesehen natürlich von der klassischen Darstellung des Baues des Nervensystems von *Hirudo*, die uns HERMANN (1875) geliefert hatte.

Wenn wir die in beliebiger Richtung von irgend einer Hirudinee hergestellten Schnittserien durchmustern, so werden unsre Aufmerksamkeit schon bei niedrigen Vergrößerungen zwei Zellarten auf sich lenken, und zwar die bereits weiter oben erwähnten, von HERMANN entdeckten Medianzellen, die im Innern der Ganglien zu zwei hintereinander in der Längsachse, und zwar an der Grenze zwischen dem ersten und zweiten und zweiten und dritten Drittel gelegen sind, und zweitens in der Mitte der ganzen Länge eines jeden Connectivs liegende große Zellkerne, so daß dieselben in diesem letzteren Fall immer zu zwei nebeneinander (seitlich von der Längsachse) orientiert sind.

Die erstere Gattung von großen Zellen, die »medianen«, müssen beide gleichzeitig auf einem medianen Längsschnitt (Fig. 2), die andern, die »Connectivzellen« auf einem horizontalen oder einem Querschnitt beide auf einmal zum Vorschein kommen (Fig. 1).

Die eben geschilderten Verhältnisse machen sich für das von uns vorwiegend beobachtete Objekt, *Glossiphonia sexoculata*, geltend und mit gewissen kleineren Abweichungen oder ohne dieselben, auch für andre Hirudineen, wie *Gl. bioculata*, *heteroclita* usw., *Piscicola*, *Nephelis*, *Pontobdella*, sowie für die merkwürdige *Branchiobdella*, die in andern Beziehungen sehr bedeutend von den Hirudineen abweicht, so daß sie überhaupt unter dieselben nicht eingereiht wird.

So wie die Medianzellen bei der *Branchiobdella* verdoppelt sind, so kommen auch die Connectivzellen bei einigen Glossiphonien, hauptsächlich bei *G. bioculata* vermehrt vor. Auf diesen Umstand hat bekanntlich bereits Apáthy (1889/90), der für diese Zellart eine eigentümliche Auffassung aufgestellt hat, hingewiesen. Dieser Forscher spricht aber durchaus von Verdoppelung derselben, wogegen es richtiger ist, von einer Vermehrung zu sprechen, da außer den allerdings regelmäßigen verdoppelten Zellen nicht selten auch dreifache (mit drei Kernen versehene) Connectivzellen vorkommen.

Die Fig. 2 auf Tafel XXIV zeigt eine Reihe von sieben Bauchganglien einer sehr jungen *Gl. sexoculata*, die zufälligerweise so genau median durchschnitten worden sind, daß auf diesem Schnitt alle sieben Paare der Medianzellen in die Schnittfläche gefallen sind. Die Fig. 1 zeigt dagegen einen medialen (paramedianen) Schnitt durch einen ebenfalls recht jungen Bauchstrang derselben Art, wo auf dem Schnitt drei Connectivzellen nacheinander zum Vorschein gekommen sind. Diesem Schnitt entspricht selbstverständlich ein andrer kongruent auf der andern Seite der Symmetrieebene liegender, der dieselben Verhältnisse aufweist.

Es ist klar, daß es unmöglich ist, dem eben Geschilderten nach, beide auffällige und interessante Zellarten auf einem und demselben Schnitt, insofern derselbe in einer von den drei Hauptebenen geführt wird, zu erhalten. Auf den sagittalen Serien kommen diese Zellen in drei verschiedenen Ebenen vor: die eine geht durch alle Connectivzellenkerne der einen, die andre durch dieselben der andern Seite, und die dritte, in der Mitte von beiden früheren gelegene, die Medianebene, durch die sämtlichen Medianzellen. Der Horizontalebenen gibt es zwei, die die beiden Zellarten zu treffen imstande sind, denn die Connectivzellen pflegen gewöhnlich in einem höheren Niveau zu liegen als die Medianzellen, die mehr ventralwärts gelegen sind. Über die Transversalschnitte braucht man sich selbstverständlich nicht mehr zu verbreiten. Es ist klar, daß zufälligerweise doch beide Zellarten auf einem und demselben Schnitte zum Vorschein kommen können; nämlich dann, wenn die sagittale Schnittrichtung nicht ganz genau senkrecht, sondern ein wenig schief geführt wird, so daß man die höher gelegenen Connectivzellen und dann schief die mehr ventralwärts liegenden Medianzellen trifft. Ein solcher Zufall liegt der Fig. 3 der Taf. XXIV zugrunde.

Über die Entstehung der Medianzellen finden wir in der Literatur keine näheren Aufschlüsse, obzwar recht zahlreiche Autoren sich

mit der Entwicklung des Bauchstranges der Evertebraten beschäftigten. Dies geschah jedoch bei den Hirudineen, die uns hier in erster Reihe interessieren, leider durchaus nur für die allerfrühesten Stadien (Bergh, Whitman, Apáthy, Nusbaum, Bristol usw.).

Zum erstenmal wurden bekanntlich die Medianzellen von Hermann (1875) bei *Hirudo* entdeckt; von diesem Autor rührt auch ihr Name, der sich allgemein eingebürgert hat, her.

Hermann unterscheidet zwei Kategorien unter den Nervenzellen in dem Bauchstrange von *Hirudo*: uni- und multipolare. Zu den ersteren zählt er alle diejenigen Ganglienzellen, die die Ganglienknoten von außen her umgeben. Unter den andern befinden sich die von Leydig bei *Piscicola* (1849) und später von Faivre (1856) bei *Hirudo* entdeckten bipolaren, großen Ganglienzellen, die außerhalb vom Nervensystem und seinen Neurilemmscheiden in den Nervenwurzeln, und zwar nicht weit von dem Austrittspunkt derselben, eingelagert sind; zu den multipolaren Zellen sollen auch unsre Medianzellen zugezählt werden, über welche uns Hermann folgende eingehende Schilderung (S. 34/35) gibt:

»Die andre Art der multipolaren Form habe ich bis jetzt von keinem der Autoren erwähnt gefunden. Ebenfalls wie die vorige ist sie durch ihre konstante Lage und Gestalt ausgezeichnet, liegt aber nicht peripher, sondern im Innern des Ganglions. Ihre Grundform ist länglich oval und ihre Lage im Ganglion so, daß die Längsachse in der Medianlinie von vorn nach hinten gerichtet ist. Auf diese Weise befinden sich in jedem der kleinen viernervigen Ganglien (wie ich die Bauchganglien außer Gehirn und letztem Ganglion bezeichnen will) zwei solche Zellen in der Medianlinie hintereinander (Fig. 32 *r*, Fig. 34 *h*) im unteren Schlund- und im letzten Ganglion je sechs bis sieben (Fig. 41 und 42 *n*, Fig. 43 *h*); der obere Schlundteil des Gehirns hat keine derartigen Ganglienzellen.

Der Zellkörper verlängert sich am vorderen und hinteren Ende zu je einem Fortsatz, von denen der eine gegen das Centrum des Ganglions gerichtete die Verbindung mit der anstoßenden gleichgestalteten Zelle vermittelt, der andre in die entsprechende Commissur übergeht (Fig. 32 *s*, *t*, Fig. 34 *i*, *l*). Seitlich gehen nach außen zwei ziemlich starke Fortsätze ab, von denen der eine etwas schief nach oben, der andre nach unten seinen Verlauf nimmt (Fig. 31, 3, 4).

Außer diesen sechs stärkeren Fortsätzen entspringen nun von dem Zellkörper an seiner oberen Seite noch feinere Fasern von stets gleichem charakteristischen Ansehen. Die Zellsubstanz erhebt sich

zu einem niedrigen Kegel mit breiter Basis, dessen Spitze sich in eine lange und feine Fibrille von etwa $^6/_{10000}$ mm Dicke verlängert, die stets durch ihren starren und geraden, gegen den oberen Querfaserzug gerichteten Verlauf ausgezeichent ist (Fig. 43 *l*, Fig. 32, 41, 42).«

Und zum Schlusse: »Dies genügt vorerst zur allgemeinen Charakteristik dieses Ganglienkörpers, den ich wegen seiner Lage im Ganglion im folgenden als »mediane Zelle« bezeichnen werde.«

Es ist nicht wenig interessant, daß diese ganz großen auffallenden Elemente der Aufmerksamkeit der früheren, sogar der scharfsinnigsten Autoren, wie LEYDIG, welch letzterem ja die viel weniger auffälligen Zellen der Nervenwurzel bekannt geworden sind, entgangen sind.

Eine dritte Gattung von Multipolarzellen glaubt HERMANN in dem Innern der Ganglien zu finden. Diese letzteren sollen nach ihm »Knotenpunkte« oder Verbindungsstellen der das Ganglion durchlaufenden Fibrillen bilden. Hier haben wir es offenbar mit einem Irrtum zu tun, der natürlich mit der unvollkommenen Methode der damaligen Zeit im Zusammenhange steht und von derselben verursacht ist, denn diese letztere Gattung der multipolaren Zellen vermochte HERMANN bloß an den Zupf- und Isolationspräparaten zu konstatieren. Sonst muß man die Schärfe und relative Vollkommenheit der Beobachtungen von HERMANN bewundern, wenn man die Zeit, in welche dieselben fallen, in Rechnung zieht.

Seit HERMANN haben alle Autoren, die den Medianzellen begegnet sind, dieselben durchweg für multipolare Ganglienzellen gehalten. Äußerst klar bildet sie z. B. FRIEDLÄNDER (1888) beim *Lumbricus* ab (Taf. IX, Fig. 2, 2*a*, 5 usw.). Ähnlich also wie der Entdecker derselben und andre Autoren, so hält sie auch FRIEDLÄNDER für Gebilde nervöser Natur — jedoch nicht für gleichwertig mit den andern Ganglienzellen. Er sagt in dieser Beziehung (S. 58): »Gerade nämlich auf dem Niveau der Wurzel des einfachen Nerven ... finden sich zwei unmittelbar hintereinander liegende Zellen, die sich sowohl durch ihre Gestalt und Lage als auch durch ihre chemische Beschaffenheit als Ganglienzellen besonderer Art erweisen.«

In der weiteren Darstellung vergleicht FRIEDLÄNDER diese Zellen mit den medianen von HERMANN; sie sollen drei Fortsätze haben: einen dorsalwärts gerichteten und zwei laterale. Der weitere Durchlauf dieser Fortsätze ist ihm jedoch ziemlich dunkel geblieben — er meint bloß, daß der dorsale Ast vielleicht in den »Mediannerv« mündet, wogegen die beiden lateralen direkt in die peripherischen Nervenwurzeln übergehen.

Von derselben Anschauung wie FRIEDLÄNDER ist LENHOSSÉK (für *Lumbricus*). Indem er sich auf HERMANN beruft, hält er die Medianzellen ebenfalls für nervös und behauptet, daß der Ausläufer derselben immer lateral entspringt, die Medianlinie durchkreuzt und in die einfache Wurzel der andern Seite hineingeht (Arch. mikr. Anat. 39).

In einer andern Arbeit hat FRIEDLÄNDER eine auffällige mediane Zelle mittels der Mikrophotographie dargestellt (Diese Zeitschrift 1894, Bd. LVIII, Taf. XL, Fig. 17).

Übrigens verweise ich, was die ältere Literatur über das Nervensystem der Wirbellosen anbelangt, auf die ausführlichen Literaturverzeichnisse von HERMANN, NANSEN, FRIEDLÄNDER (Mitteil. a. d. zool. St. z. Neapel, Bd. IX, 1889), B. HALLER usw.

Auch die »Riesenzellen« von *Hirudo*, wie sie BIEDERMANN gefunden und abgebildet hatte (1981), gehören hierher. Dieser Autor läßt sogar die Ausläufer derselben in die Nervenwurzel derselben Seite übergehen; nach ihm können sich die Zellfortsätze auch verästeln, so daß dann der eine in die Nervenwurzel derselben Seite und der andre in den peripheren Nervenstamm der andern Seite verläuft. Es handelt sich dabei offenbar um nichts andres als um die Medianzellen HERMANNS, obzwar BIEDERMANN selbst dieselben für ein centrum in centro zu halten geneigt ist und die Identität mit den HERMANNschen Medianzellen bezweifelt, indem er sagt (S. 446): »Ob die von HERMANN beschriebenen multipolaren zwei ‚Medianzellen' in den Ganglien von *Hirudo* mit den von mir beobachteten identisch sind, ist mir um so zweifelhafter, als jene weder der Form, noch der Lage nach mit diesen übereinstimmen. Freilich ist es mir auch nicht gelungen, andre, den letzteren mehr ähnelnde Zellformen aufzufinden.«

Wenn wir aber seine Fig. 1 u. 2 näher betrachten, so müssen wir ohne weiteres annehmen, daß es sich wirklich um typische Medianzellen HERMANNS handeln muß. Man soll dabei auch nicht vergessen, daß BIEDERMANN ausschließlich nur herauspräparierte, vital gefärbte Ganglienknoten der Beobachtung unterzogen hat, und es ist also höchst wahrscheinlich, daß eine Verschiebung verschiedener Gebilde entweder in der Längs- oder auch der Querachse sehr leicht stattfinden kann, so daß man sehr oft zu ähnlichen Bildern, wie sie BIEDERMANN reproduziert, gelangen kann. Wenn dazu noch eine unrichtige und weniger genaue Orientierung des Objektes auf den Objektgläschen kommt, so kann die Dislokation von einzelnen Bestandteilen des Ganglions recht auffallend werden.

Von den neueren Arbeiten muß man erstens die Arbeit von ROHDE,

histologische Untersuchungen über das Nervensystem der Hirudineen, näher besprechen (1892). ROHDE weist darauf hin, daß die Medianzellen auf den ersten Blick eine vollkommene Ähnlichkeit mit den multipolaren Ganglienzellen erscheinen lassen — anderseits aber ist es wieder die innere Struktur derselben, die diesen Vergleich wieder aufzuheben scheint. Bei *Aulastomum* sollen sie eine ziemlich große Ähnlichkeit mit denjenigen Zellen besitzen, die dorsal in der Ganglienzelllage eingebettet sind; diese letzteren hält ROHDE für bindegewebsartig. Eine noch kleinere Ähnlichkeit zwischen den Medianzellen und den Ganglienzellen soll bei *Pontobdella* bestehen. ROHDE kann sich über die Natur dieser Zellart nicht näher aussprechen, und es scheint, daß er geneigt ist, dieselben eher für nervös als für bindegewebig zu halten. Dabei stützt er sich hauptsächlich auf die Ähnlichkeit in der Kernstruktur, welche zwischen Median- und Ganglienzellen besteht.

In den Schlußfolgerungen seiner Untersuchungen sagt er von denselben (S. 62): »In der Centralsubstanz jedes Ganglions kommen ventral in der Medianlinie in kurzer Entfernung hintereinander zwei Zellen vor (Medianzellen), welche bei *Aulastomum* durch ihre gleichmäßig körnig-fibrilläre Struktur an die Stützzellen der Ganglienzellenschicht erinnern . . . . , bei *Pontobdella* aber einen der Centralsubstanz des Ganglions sehr ähnlich gebauten Zellkörper besitzen, bei beiden Gattungen gleich multipolaren Ganglienzellen eine große Anzahl Fortsätze von unbestimmter Begrenzung nach den verschiedenen Richtungen entsenden . . . . . und an der ganzen Peripherie mit ihren Fibrillen in diejenigen der Centralsubstanz übergehen.«

Indem also BIEDERMANN die Fortsätze der in Rede stehenden Zellart einfach in die Nervenwurzeln beiderseits übergehen läßt, läßt ROHDE dieselben sich einfach in die Punktsubstanz zersplittern. Es ist bewundernswert, daß ROHDE, der der wahren Sachlage so nahe getreten ist, doch das Ganze nicht vollkommen genau zu erkennen vermochte und daß ihm sogar der ganze Verlauf und die Strukturverhältnisse vollkommen dunkel geblieben sind, obwohl dieselben, hauptsächlich auf den Querschnitten, ziemlich leicht zu erkennen sind. ROHDE hat also meines Wissens zum erstenmal den Zweifel ausgesprochen, ob es sich wirklich bei den Medianzellen um Nervenzellen handelt; er hat es jedoch nicht versucht, seinen Gedanken weiter durchzuführen und die Wahrheit desselben zu beweisen. Auf diese Weise ist es geschehen, daß die Annahme ROHDES fast gänzlich unbemerkt geblieben und sozusagen dem Vergessen anheimgefallen ist. Die Ansicht HERMANNS wurde einfach immer weiter erhalten, und die Autoren

haben dieselbe, der eine von dem andern, übernommen, ohne sie irgend einer Nachprüfung zu unterwerfen. Es kann ohne weiteres gesagt werden, daß dieser Umstand sehr wesentlich dazu beigetragen hat, daß man so lange keinen tieferen Einblick in die wahren und recht einfachen Strukturverhältnisse des Bauchstranges zu gewinnen imstande gewesen ist.

Die wahre Bedeutung dieser Zellen hat dagegen in der neuesten Zeit (1902) Joseph erkannt. In seiner Arbeit über die Stützsubstanzen des Nervensystems hat er in einer recht deutlichen und überzeugenden Weise (Taf. III, Fig. 27) eine riesige, central gelegene, verzweigte Zelle aus dem Nervensystem von *Enchytraeus* abgebildet, die direkt, was die Lage und die Eigenschaften betrifft, den Medianzellen der Hirudineen entspricht. Seine Abbildung wird mit folgenden Worten begleitet (S. 50): »Fast das gesamte Gliagerüst wird hingegen von nur wenigen sternförmigen, echten Gliazellen gebildet, die sich hier unter ganz bestimmten Bedingungen befinden. Es findet sich nämlich ungefähr in der Achse des annähernd cylindrischen Bauchstranges eine Längsreihe von großen sternförmigen Zellen, die wir notwendig als Gliazellen benennen müssen. Infolge dieser Anordnung sieht man auf einem Querschnitt, und zwar ungefähr in der Mitte desselben, immer nur je eine solche Neurogliazelle (Fig. 27). Sie trägt alle Kennzeichen einer solchen. Ein deutlicher mehrzipfeliger Plasmaleib, dessen Fortsätze nach allen Seiten radiär ausstrahlen. Der Kern ist groß und gleicht fast vollkommen dem der Ganglienzellen. Die Gliafasern nehmen . . . ihren Ursprung von der großen Zelle, indem sie deren Fortsätzen anliegend sich radiär im Bauchmark verteilen.«

Indem also Joseph den wahren Charakter der erwähnten Zellen erkannt hat — er nennt sie doch direkt Neurogliazellen —, hat er uns damit die erste richtige Erklärung über das Wesen derselben mindestens für die Enchytraeiden geliefert.

Für die Hirudineen, und im speziellen für *Hirudo medicinalis*, hat nicht nur die Medianzellen, sondern auch die Connectivzellen C. Schneider (Lehrb. d. vergl. Histologie d. Tiere) für bindegewebsartig betrachtet. Er sagt (S. 433): »Die Gliazellen sind kolossale Elemente, die als Connectiv- und Medialzellen bezeichnet werden . . . . Der Zellkörper zeigt ein helles, von gewundenen Fibrillen durchsetztes Sarc, das einen ovalen großen Kern umschließt und sich in eine Anzahl breiter, aber rasch sich verjüngender, zipfelförmiger

Fortsätze auszieht. Peripher sind die Zellkörper und Fortsätze von einem dünnen Mantel leicht schwärzbarer Fibrillen umgeben, die sich zu Gliafasern sammeln; auch die im Sarc gelegenen Fibrillen treten in die Gliafasern ein . . .« usw. Und weiter wird über die Connectivzellen folgendermaßen berichtet: »Der Zellkörper ist von derselben histologischen Struktur, wie der der Medialzellen, aber von lang-spindeliger Form. Der Gliamantel besteht aus längsverlaufenden Fibrillen, die in eine Unmenge von Fasern ausstrahlen, deren Verhalten sehr bemerkenswert ist. Sie ordnen sich regelmäßig an zu radial gestellten Längssepten, welche die Nervenfasern in scharf gesonderte keilförmige Gruppen zerlegen. Die Länge eines solchen Septums ist eine enorme. Auf Längsschnitten erscheint es punktiert, besteht also aus dicht hintereinander gestellten Fasern, die gegen die Peripherie ausstrahlen und mit den Enden an der Neurallamelle inserieren . . . .« Von den Beziehungen unter beiden gliösen Zellarten wird hier jedoch nichts angegeben. Während des Niederschreibens der vorliegenden Abhandlung ist eine ausführliche Arbeit von LIVANOW (Zoologische Jahrbücher, Abt. f. Anat. und Ontogenie, Bd. XXII, Heft 4, 1906) über *Acanthobdella peledina* erschienen, in welcher der Verfasser eine Übersicht der Organisation des Nervenstranges gibt. (S. 688—694). Auch in dieser Arbeit wird »die Centralmasse« der Ganglien in zwei verschiedene Gewebe unterschieden, und zwar in Nervenfasern und Neuroglia, welche letztere »von zwei Gliazellen ihren Ursprung nimmt. APÁTHYS medianen Sternzellen der übrigen Hirudineen durchaus ähnlich, liegen dieselben unmittelbar unter der Neurilemmschicht . . . .« usw. (S. 690).

Obwohl also hier und da in der Literatur die in Rede stehenden Zellen ausdrücklich für Gebilde von neurogliaartiger Beschaffenheit direkt erklärt werden, so scheint doch diese Ansicht keineswegs allgemein eingebürgert zu sein. Wir finden nämlich sogar in ziemlich neuen Arbeiten manchmal Anspielungen darauf, daß die Medianzellen für wirkliche Ganglienzellen, wie bei den älteren Autoren, gehalten werden, natürlich für Ganglienzellen, die von den andern Nervenzellen durch ihre eigentümliche Lage und die Eigenschaften der Ausläufer verschieden sind. Es sei hier noch die Arbeit von F. SCHMIDT (Zur Anatomie und Topographie des Centralnervensystems von *Branchiobdella parasitica*. Festschr. f. Ehlers. Bd. I. 1905) erwähnt, wo der genannte Verfasser auch die bei *Branchiobdella* paarweise in jedem Ganglion vorkommenden Medianzellen berührt und denen ähnliche natürlich auch in den infraösophagealen Ganglienknoten vorkommen. SCHMIDT ist geneigt, diese Zellen für Gliazellen zu halten,

wenn er sich auch darüber nur reserviert ausgesprochen hat: »Der dorsalwärts gerichtete Fortsatz läßt sich einigermaßen verfolgen; er gabelt sich und gibt anscheinend weiter die soeben besprochenen dendritisch verzweigten Züge her, welche sich durch die Masse der Fasern verbreiten. Danach haben diese Zellen vielleicht die Bedeutung von Gliazellen.« (S. 682.)

Über die Entstehungsweise der Medianzellen erfahren wir aus der Literatur fast gar nichts. Nur bei Bürger (1891) findet man an seiner Taf. XXVI, Fig. 8, eine Abbildung von einem Bauchstrange, der sich auf einer Mittelstufe der Entwicklung befindet; man erblickt hier eine central gelegene Masse der »Punktsubstanz«, die von jungen Zellkernen als Vorfahren der künftigen Ganglienzellen, also von Neuroblasten, umgeben wird. An der ventralen Fläche läßt sich oberhalb der unteren Neuroblastenschicht ein großer Kern von lichterem Inhalt als die übrigen Kerne erblicken. Es handelt sich offenbar um ein junges Bildungsstadium von einer Medianzelle, doch finden wir darüber im Text, da die Arbeit das Nervensystem selbst nicht zum Gegenstande hat, nichts Näheres.

Die Frage von dem Ursprunge des Nervensystems haben zahlreiche Autoren behandelt. Es seien hier unter andern nur Bergh, Whitman, Apáthy, Nusbaum, Bristol erwähnt; daß es dabei auch zu ziemlich hartnäckigen Ansichtendifferenzen, wie zwischen Bergh und Apáthy gekommen ist, das ist, wie ich glaube, bekannt genug. Unser Thema jedoch läßt es nicht wünschenswert erscheinen, von den allerfrühesten Entwicklungsstadien der *Glossiphonia*, von der Neurostichenentstehung etwa, anzufangen. Um unsre Frage ihrer Lösung näher zu bringen, genügt es meiner Überzeugung nach vollkommen, da es sich einzig und allein um das Feststellen des Ursprunges von Medianzellen und einiger andern Strukturverhältnisse handelt, erst dasjenige Stadium zum Ausgangspunkt unsrer Untersuchungen zu wählen, wo das Nervensystem, bzw. der Bauchstrang, ähnlich wie in analogen Entwicklungsstadien der Wirbeltiere, aus einer Unmasse von bisher nicht weiter differenzierten, untereinander vollkommen gleichen Kernen besteht. Wenn wir von einander gleichen Kernen sprechen, so betrifft diese Bezeichnung die Größe sowie die strukturellen Eigenschaften derselben. Ich habe soeben die Beschaffenheit solcher jungen Bauchstränge mit der Bauart eines entsprechend jungen Medullarrohres der Wirbeltiere verglichen. Dies ist jedoch nur in gewissen Beziehungen zutreffend, was nämlich das Fehlen jeglicher Kennzeichen

in den Kernen betrifft, nach welchen man im voraus feststellen könnte, welche von den Kernen die Ahnen der Ganglienzellen sind, und welche von denselben die Bindegewebselemente liefern werden. Sonst gibt es doch einige Unterschiede in dem allgemeinen Bild, welches ein Bauchstrang und welches ein Vertebratenmedullarrohr in dieser Zeit darbieten: bei den Vertebraten lassen sich bekanntlich außer dem manchmal schon ziemlich stark entwickelten Nervenreticulum, das peripherwärts von den Neuro- oder Spongioblasten zu liegen kommt, zahlreiche Mitosen, hauptsächlich in der unmittelbaren Nähe vom Centralkanal, beobachten, die auf eine rege Vermehrung der indifferenten Kerne hinweist. Bei *Glossiphonia* dagegen sind ebenfalls sehr zahlreiche indifferente Kerne vorhanden; außer diesen Kernen lassen sich aber in den allerfrühesten Stadien keine andern Bestandteile ermitteln, so daß der ganze junge Bauchstrang sozusagen nur aus lauter Kernen besteht. Zwischen den indifferenten Kernen sieht man bloß noch ein granuliertes Coagulum der Lymphe. Im Gegenteil zu den soeben angedeuteten Verhältnissen bei den Vertebraten lassen sich merkwürdigerweise keine Mitosen auffinden, so daß man also annehmen kann, daß die Teilungen in dem jungen Bauchstrange gänzlich aufhören, wenn sich das Ganze zu weiteren Differenzierungsprozessen vorbereitet. In den älteren Stadien, die gleich dieser Reihe folgen, finden wir bereits die ersten Spuren von Differenzierung. Die Kerne sind nämlich nicht alle gleich, wie es bisher der Fall gewesen ist, sondern wir begegnen schon auf den Quer- sowie Längsschnitten durch junge Embryonen an gewissen Stellen Kernen, die von den übrigen, die gleich wie früher geblieben sind, gewissermaßen verschieden sind. Diese Kerne wiederholen sich nach gewissen Intervallen, sie sind durch ihren vergrößerten Durchmesser und einen helleren Inhalt unter den übrigen Kernen leicht zu erkennen (Fig. 18). Die chromatische Substanz dieser veränderten Kerne befindet sich in einem Stadium, wo sie entweder dünner wird oder aber weniger färbbar ist, was das helle Aussehen des Kerninhaltes bedingen muß. Auch der Nucleolus dieser Kerne ist mächtiger, und nur ein einziger ist vorhanden, wogegen die Nucleoli der andern Kerne kleiner sind und in Mehrzahl gewöhnlich zu je zwei in jedem Kern vorhanden zu sein pflegen. Andre ausgeprägte Bestandteile kommen im ganzen jungen Bauchstrange auf dieser Entwicklungsstufe bisher nicht vor — ausgenommen das bereits erwähnte lymphatische Coagulum.

Im Laufe der weiteren Ausbildung findet die erste Differenzierung der zahlreichen bisher indifferenten Kerne statt; wir finden sie von

einem feinen Protoplasmareifen umgeben, welcher allmählich an Breite zunimmt, fein granuliertes Aussehen besitzt und später zum Zellkörper der Ganglienzelle wird, deren Vorfahren eben diese Kerne sind. Bisher sind alle diese Neuroblasten untereinander gleich, so daß man in diesem Stadium die Neuroblaste, aus denen die späteren kleinen Ganglienzellen werden, von den Neuroblasten, welche zu den definitiven großen Ganglienzellen heranwachsen, nicht unterscheiden kann. Diese Kongruenz betrifft die Struktur der Kerne sowie die des Plasma. Um so mehr aber müssen die früher besprochenen vergrößerten, blassen Kerne auffallen, denn diese Kerne werden außer der abweichenden Bauweise auch durch den Umstand charakterisiert, daß sie kein merkliches Protoplasma besitzen, so daß sie nackt ausschauen (Fig. 4). Den plasmatischen Leib erhalten sie ziemlich spät, erst dann, wenn die Neuroblaste zu regelrechten normalen Ganglienzellen geworden sind, ja sogar, wenn bereits die Leitelemente in dem Bauchstrang zum Vorschein gekommen sind. Denn das Erscheinen der Nervenfasern in dem in der histologischen Entwicklung begriffenen Bauchstrange bildet das nächste Stadium derselben. Wenn wir bisher, wie bereits oben geschildert wurde, drei verschiedene Bestandteile des Nervenstranges, die Neuroblaste, die nackten, hellen Kerne, und die Lymphgerinnsel vor uns gehabt haben, so tauchen jetzt auch die einzelnen, anfangs recht spärlichen Nervenfibrillen auf, was immer an der dorsalen Seite des Stranges zustande kommt. Diese Fibrillen treten am schärfsten und deutlichsten nach der Vorbehandlung des Materials mittels reinen Sublimats (konzentriert) hervor. Am Längsschnitt verlaufen sie als glatte Fasern, mit Eisenhämatoxylin ganz schwarz gefärbt, parallel nebeneinander, oft durch das eine in das benachbarte Ganglion hinein, und zwischen ihnen findet man zweierlei Körnelungen zerstreut, die einerseits die erwähnten Lymphgerinnsel, anderseits aber Durchschnitte von Querfibrillen vorstellen (Fig. 5). Am Querschnitt findet man nämlich anfangs weniger zahlreiche Fasern, die, zwischen den Neuroblasten, beziehungsweise zwischen den jungen Ganglienzellen emportauchend, in mäßigem Bogen an der Rückenseite auf die andre Seite hinübertreten. Unmittelbar unter diesem Nervenfaserdache sieht man die in Rede stehenden, großen, leuchtenden Kerne, zu je zwei in jedem Ganglion (Fig. 6). Welche von beiden Faserarten früher entstehen, ob die Längsfasern oder die Querfibrillen — diese Frage zu entscheiden ist mir nicht gelungen. Ich wäre geneigt, anzunehmen, daß die Querfasern älter als die andern sind, obwohl natürlich ein prinzipieller Unterschied zwischen beiden Arten nicht besteht,

und für den vollends ausgebildeten Bauchstrang sogar unhaltbar ist: die Fasern nämlich, die am betreffenden Querschnitt in die Schnittfläche fallen, biegen, indem sie in die andre Hälfte gelangen, plötzlich ab, um dann den Längsverlauf einzuschlagen, wie dies sehr klar auf den nach RAMÓN Y CAJAL behandelten versilberten Präparaten beobachtet werden kann. Während der Entwicklung aber, da die Nervenfasern aus der Ganglienzelle hervorwachsen, kommen offenbar die Querfibrillen früher zum Vorschein als die Längsfibrillen, da diese letzteren nur eine Verlängerung, also eine höhere Entwicklungsstufe vorstellen. Für diese Ansicht spricht auch der Umstand, daß wir in der allerfrühesten Entwicklung der leitenden Elemente am Durchschnitt (Fig. 6) bloß Querfibrillen begegnen, während man später beide Arten gleichzeitig und in eigentümlicher Anordnung vorfindet. Die in Rede stehenden Fibrillen treten nach prolongierter Fixierung mit reinem konzentrierten Sublimat recht scharf hervor, wenn dann das Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN zur Verwendung kommt.

Aus dem soeben Gesagten geht hervor, daß die sogenannte Quercommissur das erste Fibrillensystem vorstellt. Durch diese Quercommissur wird dann die von den Ganglienzellen umgebene Masse in zwei Hälften, die obere und die untere, geteilt. Wenn dann die Fasern weiter wachsen, so erhalten wir zwei Systeme von Längsfasern, das in der rechten Hälfte durchlaufende, welches, den Ganglienzellen der linken Seite entsprossend, in der Commissur auf die rechte Seite übergeschritten ist, und das andre, linke, von den Ganglienzellen der rechten Seite herstammend. Jedes dieser Systeme bildet jedoch keineswegs ein Ganzes, denn es hat den hervorwachsenden Fasern eben die Quercommissur im Wege gestanden. Die Längsfasern wachsen also in zwei durch die Quercommissur getrennten Strängen, oberhalb und unterhalb der letzteren nach vorn und hinten weiter. Auf diese Weise erhält man am Querschnitt das an der Fig. 7 veranschaulichte Bild, wo die quer durchschnittenen Längsbündel vier punktierte Inseln vorstellen. Die Reaktion nach HEIDENHAIN, sowie die zur Kontrolle dienenden Längsschnitte aus demselben Stadium lassen uns unerschütterlich erkennen, daß wir es hier mit keiner eigentümlichen punktierten Masse zu tun haben, sondern mit Fibrillenquerschnitten.

Wenn wir die einschlägige Literatur durchsuchen, so finden wir in derselben keine Angaben über diese Verhältnisse. Schuld daran ist offenbar nur die falsche Vorstellung, nach welcher die »Punktsubstanz« ein einheitliches Gebilde ist — und die Entwicklungsweise

dieses vermeintlichen Gewebes zu ermitteln, war natürlich eine schwere, wenn nicht unausführbare Aufgabe. Es war VEJDOVSKÝ der einzige, der es versuchte eine Erklärung für die Entstehung der »Punktsubstanz« zu liefern, die dem damaligen Stand der Wissenschaft ganz entsprechend war. VEJDOVSKÝ schildert den Entwicklungsgang der LEYDIGschen Substanz in seinen grundlegenden »Entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen« (1888—1892) folgendermaßen (S. 365 ff.):

»Die erste Differenzierung, welche man in einem Ganglion regelmäßig sicherstellen kann, ist die Anlage des Neuralreticulums oder der LEYDIGschen Punktsubstanz«. Und weiter:

»Die Entwicklung des Neuralreticulums belehrt uns daher sehr überzeugend,

1) daß es zuerst in dem Centralnervensystem der Oligochäten erscheint;

2) daß es daher keinesfalls nur aus den protoplasmatischen Fortsätzen der Ganglienzellen entstehen kann;

3) daß sich an seiner Bildung jederseits vier Kernreihen beteiligen, die an bestimmten Stellen der Bauchstrangsganglien in den Connectiven verschmelzen, anderseits aber voneinander getrennt bleiben;

4) daß die verschmolzenen Kernreihen je vier Zellreihen entsprechen, deren Cytoplasma verschmilzt und die Kernreihen umgibt.«

Nach VEJDOVSKÝ entsteht also die »Punktsubstanz« durch Auflösung der Kerne jener vier Zellreihen, wobei das Chromatingerüst seine Eigenschaften einbüßt, indem es weniger färbbar ist und direkt zum Neuralreticulum wird; das letztere entsteht nach VEJDOVSKÝ ganz unabhängig von den Ganglienzellen, beziehungsweise von ihren Fortsätzen. Diese interessante Schilderung begleitet VEJDOVSKÝ mit einer Reihe von Abbildungen, die sämtlich erkennen lassen, daß VEJDOVSKÝ gut beobachtet hatte, daß es ihm jedoch bei der damaligen wenig entwickelten Technik an Differentialfärbungen mangelte, so daß er die junge centrale Masse aus dem Kern ableitete, da die Kerne in gewissen Stadien, mit Pikrokarmin gefärbt, eine ähnliche Struktur aufweisen wie die centrale Masse. Am meisten schuld daran ist, wie wir auch weiter unten nachweisen werden, die damals beliebte, wenn allein benutzt, ungeeignete Chromsäure. VEJDOVSKÝ hat uns also eine Erklärung geliefert, die, obzwar heute nicht haltbar, doch nicht wenig interessant ist. Seine Figuren lassen erkennen, daß es sich um ähnliche Stadien handelt, die denjenigen, an unsrer Fig. 7 veranschaulichten, entsprechen, wo die Fasern, deren wirkliche Natur VEJDOVSKÝ

mit damaligen Fixations- und Färbemethoden selbstverständlich nicht erkennen konnte, am Querschnitt in vier isolierten Feldern gruppiert erscheinen.

Aus dem soeben Gesagten geht deutlich hervor, daß die Leitelemente bereits ziemlich hoch entwickelt sind und der vergrößerte, lichte Kern trotzdem keine weitere Differenzierung zeigt. Nicht einmal mit einem noch so unbedeutenden Protoplasmastreifen, den man direkt beobachten könnte, hat er sich umgeben. Dies läßt sich leicht an den mit Pikromagnesiakarmin gefärbten Präparaten ermitteln. Die Mitte des Bauchstranges nimmt eine rosafarbene gleichmäßig strukturierte Masse ein, wie aus lauter feinen Punkten bestehend — was also nichts andres ist als die Faserdurchschnitte; diese Masse hat überall gleiches Aussehen —, in der nächsten Umgebung der erwähnten Kerne sowie in einiger Entfernung von denselben.

Die erste Differenzierung des in Rede stehenden Kernes besteht in einer Anhäufung von feinem Protoplasma in seiner nächsten Umgebung; es ist nichts andres als der Zellkörper der künftigen medianen Zelle. Dieses Stadium läßt sich sehr gut auf den mit Pikromagnesiakarmin behandelten Präparaten beurteilen, wo die centrale Masse einen ganz andern Farbton annimmt als der junge Zellkörper der Medianzelle. Wie aus unsrer Fig. 8 erhellt, ist die centrale Masse (die »Punktsubstanz«) etwas gelblich, wogegen das dem Kern der Medianzelle angehörige Protoplasma rosa gefärbt ist. Die Figur veranschaulicht natürlich nur einen Teil des ganzen Durchschnittes vom Nervenstrang. Das Protoplasma der Medianzelle ist konisch, mit der Spitze nach unten gewendet. An dieser Stelle findet die Vermehrung des Plasma statt, so lange, bis es die Grenze zwischen der ventralen Ganglienzellenlage und der centralen Masse erreicht. Das Plasma kommt in intimste Berührung mit der diese Grenze bildenden Bindegewebsmembran, die von den an der Peripherie der centralen Masse (»Punktsubstanz«) zerstreuten Bindegewebszellen gebildet wird; es ist natürlich nicht ausgeschlossen, daß sich die Medianzelle an der Bildung dieses inneren Neurilemms teilweise auch beteiligt. Sicher ist, daß gerade so, wie die später sich entwickelnden dorsalen Ausläufer der Medianzelle, sich an die innere Neurilemmscheide innig anheften und mit derselben zusammenfließen — daß gerade so auch der Zellkörper der Medianzelle an der ventralen Fläche mit der erwähnten Hülle eine Masse bildet, was natürlich die Festigkeit des Ganzen nicht unerheblich erhöht. Das soeben beschriebene Stadium (Fig. 8) ist

also die erste, dem auf der Fig. 9 veranschaulichten indifferenten nächstfolgende Differenzierungsstufe.

Der weitere Gang der Entwicklung von Medianzellen spielt sich am oberen Rande derselben ab. Indem sich die centrale Masse vermehrt und die Mesenchymelemente die äußere Neurilemmscheide gebildet haben, wachsen am oberen Rande der jungen Medianzelle zwei Zipfel empor, die sich langsam in zwei parallel verlaufende Arme umbilden. Diese zwei senkrechten Ausläufer berühren das dorsale Neurilemm, um mit demselben vollkommen zusammenzufließen. Die Mündungsstelle dieser Ausläufer in die Neurilemmscheide geschieht durch konische Verdickungen.

Aber nicht einmal durch diese Veränderungen wird die definitive Beschaffenheit einer solchen Medianzelle erreicht. Es spielen sich in dem Protoplasma derselben noch weitere wichtige Prozesse ab, die sich in erster Reihe auf die zwei soeben beschriebenen Ausläufer beziehen (wenn wir zwei sagen, so berücksichtigen wir dabei die Querschnitte — in der Wirklichkeit handelt es sich um zwei Reihen von Ausläufern, wie wir weiter unten erkennen werden). Das Protoplasma dieser Ausläufer färbt sich allmählich immer dunkler und dunkler, was natürlich auf eine Verdichtung hinweist. Wir erblicken in solchen Stadien, daß der eigentliche Zellkörper, um den Kern herum, aus rosafarbenem feingranuliertem Protoplasma besteht, wogegen das Protoplasma der Ausläufer etwas tiefer rot gefärbt ist, und, hauptsächlich vorerst an den Rändern, ein homogenes Aussehen hat (Fig. 10). Diese Umwandlung der Beschaffenheit der Ausläufer schreitet immer weiter fort; auf den mittels Heidenhains Eisenhämatoxylin gefärbten Präparaten sehen wir dann zwei schwarzgefärbte Ausläufer, die mit der Neurilemmscheide dorsal ein vollkommenes Ganzes bilden. Auf diesen vorgerückten Stadien läßt sich bereits die definitive Struktur der Medianzelle gewissermaßen erkennen. Man erkennt nämlich leicht, daß die Ausläufer keineswegs homogen sind, sondern daß sich ihr Protoplasma in einzelne recht steife Fibrillen sondert, welche einerseits, dorsalwärts, in die Neurilemmscheide einmünden, auf der andern Seite hängen sie in das Zellplasma frei hinab (Fig. 11). Öfters geschieht, daß die dorsalen Ausläufer der Medianzellen nach Eisenhämatoxylin nur als einfache, schwarze, glatte, überall gleich dicke Fibrillen erscheinen, welche sich erst in der Nähe vom Neurilemm verjüngen, blaß werden und in der Gestalt von feingestreiften Kegelchen in das Neurilemm einmünden. Ein solcher Fall ist auf unsrer Fig. 12 veranschaulicht worden. Wenn man aber aus den Dimensionen der

ebenda abgebildeten Medianzelle schließen kann, sowie aus den andern Merkmalen, so handelt es sich hier um eine noch nicht ganz ausgebildete Zelle. Außer den zwei scharfen, schwarzen Fibrillen, welche von der Zelle an bis auf die Peripherie verlaufen, sehen wir noch zwei kurze Abschnitte von andern zwei Fibrillen, die jedoch nicht in ihrem ganzen Verlaufe in die Schnittebene fielen. Dieser Umstand läßt also die Vermutung entstehen, daß jede Medianzelle keineswegs bloß zwei Fortsätze auszusenden pflegt, sondern, wie auch die Benennung der älteren Autoren, die die Zelle als »multipolare Ganglienzellen« bezeichneten, darauf hinweist, eine ganze Menge von solchen. Und tatsächlich finden wir an Längsschnitten von Präparaten, die eine vorzügliche Fixierung und eine geeignete Färbung durchgemacht haben, eine reichliche Menge von zahlreichen mehr oder weniger geschlängelten fibrillenartigen Fortsätzen, die jede von den Medianzellen hinauf gegen die Peripherie entsendet. Diese Fortsätze sind an solchen Präparaten am deutlichsten zu erkennen, auf welchen die in Rede stehenden Fibrillen durch das Eisenhämatoxylin geschwärzt sind (Fig. 37). Aus dieser Figur ist ohne weiteres klar ersichtlich, daß es sich hierbei entschieden um bindegewebige Elemente handelt; es ist, wie weiter oben erwähnt, seit HERMANN bekannt, daß sich in jedem Ganglion zwei solche Medianzellen befinden, so daß wir es in dem durch diese Figur abgebildeten Fall mit vier median nacheinander durch den Schnitt getroffenen Ganglien zu tun haben, worauf auch die tiefen Einschnitte, die die Ganglienzelllage in vier Abschnitte sondern, deutlich hinweisen. Die starke Kontraktion des Tieres während des Absterbens in der Fixationsflüssigkeit hat verursacht, daß die einzelnen zu je einem Ganglion gehörigen Zellgruppen so dicht aneinander gepreßt wurden. Es ist nicht ausgeschlossen, daß diese Kontraktion auch wesentlich dazu beigetragen hat, daß die Fibrillen so scharf dargestellt worden sind und die Struktur der Zelle im allgemeinen so schön hervorgetreten ist. Bis auf eine der Zellen sind alle durch den Schnitt central getroffen, so daß man fast in allen den Kern mit dem Kernkörperchen vorfindet. Alle die Zellen zeigen dieselben Strukturverhältnisse: sie lassen zwei randständige Hauptkegel an ihrer Dorsalseite erkennen, welche Kegel als die Hauptstämme der Bindegewebsfibrillen aufzufassen sind. Auf den ersten Blick scheint es, als ob es sich dabei um einfache Verästelung oder Zersplittern der Kegel in einzelne Fibrillen handelte; bei näherer Betrachtung jedoch erscheint jede Fibrille als ein selbständiges Gebilde, ohne jegliche Verästelung, die nicht erst in dem Kegelchen ihren Ursprung hat, sondern sich tief in das Zellplasma verfolgen läßt.

Die Fibrillen sind also keineswegs nur erstarrte und homogen gewordene Zellausläufer, wie z. B. Erik Müller für die Neuroglia- und Ependymzellen annahm, sondern innere Produkte der Medianzelle, also im Innern des Zellplasmas ausgeschiedene Differenzierungen. E. Müller sagt nämlich (Arch. f. mikr. Anat. Bd. LV, S. 30), daß beiderlei Zellen, die gliösen sowie die ependymatischen »entweder in einen kleinen, ungefärbten, kegelförmigen Fortsatz auslaufen, der direkt in den Zellkörper übergeht, oder sich in feine Fibrillen auflösen, die in der Peripherie der Zellen, sich oft bogenförmig in einen der nächstliegenden Ausläufer fortsetzend, verlaufen.« Gegen diese Auffassungsweise wendet sich Joseph, und wir können seine Beobachtungen im vollen Maße bestätigen. Unsre Erfahrungen gehen dahin, daß, wie bereits erwähnt, die in Frage stehenden Fibrillen besondere Differenzierungen im Plasma selbst vorstellen, wodurch man sich ihre freie Lage im Zellplasma sowie das hier und da vorkommende Passieren der Fibrillen durch die Zellleiber im Zusammenhang aus dem einen Ausläufer in den andern, leicht erklären kann.

Die bisher beschriebenen Zellausläufer erscheinen also wegen der Starrheit und Dichtigkeit der Fibrillen als ganz schwarze Stämme. Anders jedoch verhalten sich die fibrillenartigen, in der Basis der Medianzellen vorkommenden Strukturen. Wie schon Hermann (l. c. Taf. XV, Fig. 34) abbildet, so hängen die beiden in einem Ganglion nacheinander liegenden Medianzellen mittels einer schmalen, langen Plasmabrücke untereinander zusammen. Diese Anastomose zeigt eine ausgesprochen fibrilläre Struktur, wobei hier die Fibrillen bedeutend dünner und feiner sind (Fig. 37). Wenn die Fibrillen durch das Eisenhämatoxylin nicht geschwärzt werden, so erscheint dann die Verbindung der beiden Medianzellen fein graugestreift. In solchen Fällen (es kommt hier natürlich auch auf den Differenzierungsgrad des Hämatoxylins während des Herstellens des Präparates an) erscheinen auch die Neurofibrillen in der centralen Masse des Ganglions schwarz im Gegensatz zu den blassen bindegewebigen Elementen. Die soeben besprochenen Verhältnisse sind durch die Fig. 13 klar veranschaulicht.

Im allgemeinen sind die Medianzellen nach vorn und hinten auffallend ausgezogen, so daß sie als spindelförmig bezeichnet werden könnten, mit in derselben Richtung verlängertem Kern; um den letzteren herum, auf beiden Polen, macht sich eine erhebliche Protoplasmaverdichtung sichtbar, welche sich, durch ihre tiefere Färbung auffallend, beiderseits ziemlich weit in der Richtung der Längsachse hinzieht. Dies läßt sich sehr gut, hauptsächlich auf dem Horizontalschnitte,

beobachten (Fig. 14). Auch in der Nähe der Basis, mit welcher die Medianzellen dem inneren Neurilemm ansitzen, erscheint das Protoplasma verdichtet, was sich hauptsächlich auf den vermittels Delafields Hämatoxylin und Orange G (Grübler) gefärbten Präparaten leicht beobachten läßt, wo diese Stelle einen tieferen violetten (blauen) Farbton anzunehmen pflegt. Außerdem ist auch der obere Rand gewöhnlich dunkler. Die letzterwähnte Methode läßt, wie wir noch einmal weiter unten zu erkennen die Gelegenheit finden werden, den ganzen Zellkörper der Gliazellen samt allen, sogar den feinsten Ausläufern, mit sehr großer Genauigkeit hervortreten, die sich durch die zarte violette Färbung an dem orangegelben Hintergrund leicht verraten, so daß man die Gestalt der betreffenden Zellen auf solchen Präparaten recht vollkommen studieren kann. Wir kommen damit zu dem Resultat, daß die Medianzellen außer den bereits weiter oben besprochenen Ausläufern noch andre besitzen, die nämlich schräg nach oben und andre wieder nach unten, aus dem oberen Rande der Zelle stammend, in die Centralmasse des Ganglions hineinstrahlen, so daß wir auf einer ausgebildeten Medianzelle folgende Ausläufer unterscheiden müssen:

1) Die Hauptausläufer, welche, paarweise auf beiden Seiten dem oberen Rand der Medianzelle entstammend, starke Bindegewebsfibrillen mitführen und gegen die dorsale Seite des Bauchstranges streben. Die Hauptbündel dieser Fibrillen beschränken sich auf die beiden Ecken der Medianzelle, die nacheinander in der Längsachse folgen und einerseits in die rechte, anderseits in die linke Hälfte fallen, im ganzen also vier Bündel. Außerdem kommen überall auch die Nebenbündel vor (Fig. 37).

2) Beiderseits der Medianzelle, also links und rechts, je zwei Fibrillenstrahlen; das obere Paar (links und rechts) strebt schief nach oben in die Centralmasse hin, das untere in dieselbe schief nach unten (Fig. 38).

3) Je einen plasmatischen fibrillären Ausläufer nach vorn und hinten, welche Ausläufer eine Verbindung zwischen den beiden in einem Ganglion liegenden Medianzellen vermitteln, sowie auch eine Anastomose unter diesen Zellen und den ähnlichen, in den benachbarten Ganglien liegenden herstellen (Fig. 13, 37).

4) Außer den soeben aufgezählten Ausläufern gibt es noch zwei andre für jede Medianzelle, mittels welchen sie mit den benachbarten zwei Connectivzellen zusammenhängt (Fig. 34).

Aus dem soeben Gesagten geht es klar hervor, daß die Medianzellen in eine recht enge Verbindung treten mit dem Neurilemm, untereinander selbst, indem sie eigentlich eine ununterbrochene Kette bilden, die sämtliche Medianzellen im ganzen Bauchstrange zu ihren Gliedern zählt, und endlich auch mit den Connectivzellen. Dieser Umstand, sowie die bereits beschriebenen strukturellen und tinktoriellen Kennzeichen müssen die Überzeugung erwecken, daß es sich dabei um echte bindegewebige Elemente und nicht etwa um multipolare Nervenzellen handelt. Und da es sich um ein Nervenbindegewebe handelt, das im großen und ganzen dieselben nicht nur physiologischen, sondern auch morphologischen Merkmale wie die Neuroglia der Wirbeltiere aufweist, so braucht man hier keinen weiteren Unterschied zu machen, und wir können die Medianzellen ohne weiteres mit dem Virchowschen (1846) Terminus »Neurogliazellen« belegen.

Es ist schon die Tinktionsweise mit Delafield und Orange allein, was uns darauf aufmerksam macht, daß zwischen den Ganglien- und Medianzellen ein gewisser Unterschied bestehen muß: Während nun die Medianzellen ohne Ausnahme einen rein violetten oder blauen Farbton anzunehmen pflegen, da ihr Protoplasma überhaupt keine Affinität zur Orange zeigt, so erscheinen die Ganglienzellen immer bräunlich, da sie sich mit beiden Farbstoffen auf einmal imbibieren. Mit der Tinktionsweise der Medianzellen stimmt diejenige der Connectivzellen vollkommen überein. Der Unterschied zwischen beiden Zellarten, den Medianzellen und den Ganglienzellen, tritt natürlich noch deutlicher hervor, wenn wir die ersteren einer genauen Analyse, was die Strukturverhältnisse anbelangt, unterwerfen.

Auf die soeben beschriebene Weise verhalten sich die medianen Neurogliazellen im ganzen Bauchstrange bei den gesamten von mir untersuchten Arten. Wo sich etwaige Unterschiede konstatieren lassen, trifft es nur kleine Details.

In dem zusammengesetzten Ganglion des hinteren Saugnapfes findet man verdoppelte Medianzellen, welche, in der Mittellinie liegend, jede zu einer Hälfte des hier mehr oder weniger deutlich längsgespaltenen Bauchstranges gehört. Das Protoplasma dieser Zellen begleitet in der Form eines engen Streifens die median gelegene Seite der Hälfte, in deren innerer unterer Ecke der Zellkörper liegt, und knüpft sich anderseits dorsalwärts an das Neurilemm an (Fig. 35). Gewöhnlich anastomosieren die gegenüberliegenden Zellen mittels einer ziemlich breiten Brücke untereinander und senden in die Hälfte der centralen Masse, in welcher sie liegen, zwei Bündel von bindegewebigen

Fibrillen, das eine in der Höhe des Zellkernes, das andre etwa in der Hälfte der ganzen Höhe von dem ventralen inneren Neurilemm, dem der Zellkörper ansitzt, an bis zu dem Verknüpfungspunkt des Zellausläufers mit dem dorsalen Neurilemm. Die beiden in Rede stehenden Bündel zersplittern sich strahlenförmig und dringen in die centrale Masse ein (Fig. 36, *Nephelis*). Auch diese Zellen färben sich in den Details recht schön mit Delafields Hämatoxylin, und ihre Tinktion unterscheidet sich, was den Farbton anbelangt, nicht unerheblich von derjenigen der Ganglienzellen.

Eine ähnliche Verdoppelung der Medianzellen kommt regelmäßigerweise in den Bauchstrangsganglien von *Branchiobdella* vor. Die Zellen sind hier nur von mehr spindelförmiger Gestalt — sonst sind sie, was die Struktur- und Lageverhältnisse anbelangt, den soeben besprochenen fast ganz ähnlich. — Wenn man sich nach der Ursache dieser Verdoppelung fragt, so kommt man zu dem Schluß, daß diese Erscheinung mit der in beiden genannten Fällen in erhöhtem Maße ausgeprägten Verdoppelung, oder richtiger mit dem hier stattfindenden unvollkommenen Zusammenfließen der ursprünglichen paarigen embryonalen Bauchstranganlagen (Vejdovský), in direktem Zusammenhange steht.

Was nun die Entwicklung der andern in dem Bauchstrange der Hirudineen vorkommenden Art von bindegewebsartigen Zellen, der Connectivzellen, anbelangt, so werden wir zuerst, geradeso wie wir es während der Betrachtung des Entwicklungsganges von Medianzellen getan haben, unsre Aufmerksamkeit auf diejenigen Stadien lenken, die wir schon oben als indifferent bezeichnet haben, nämlich solche Frühstadien, in welchen der Bauchstrang eine Säule, aus lauter indifferenten, gleichen Kernen bestehend, vorstellt. Es ist abermals zu bemerken, daß diejenigen Kerne, welche die Vorgänger der künftigen Medianzellen sind, viel früher auffallen, da sie ein von den übrigen ziemlich verschiedenes Äußere besitzen. Die Hauptrolle dabei spielt die Größe, welche diejenige der Neuroblasten weit überragt. Dagegen aber sind die Ursprungskerne der Connectivzellen weder durch ihre Größe noch durch ihre Lage (in den Frühstadien der Entwicklung) besonders gekennzeichnet. Nicht einmal die Strukturverhältnisse lassen sie von den übrigen Kernen unterscheiden. Man kann also lange Zeit nicht sagen, welche von den anwesenden Kernen es sind, die sich in die Connectivzelle mit allen ihren Eigenschaften differenzieren sollen. Erst dann, wenn sich die ganze Masse der künftigen Nervenkette

insofern auf der ventralen Seite durch Einkerbungen in einzelne Ganglien gesondert hatte, daß man die Lage der Connective dadurch erkennen läßt und die erwähnten Einkerbungen durch die Neuroblastenschicht bis fast zur jungen, aus Nervenfasern bestehenden, centralen Masse reichen, dann also erst läßt sich sicher bestimmen, welche die zu den Connectivzellen werdenden Spongioblasten sind. Denn, obwohl durch die Durchschnürung alle Kerne seitwärts verschoben werden, so daß sie dann in den Ganglienknoten liegen, bleiben doch die Stellen der künftigen Connective nicht ganz frei von allen Kernen. Im Gegenteil, wir begegnen in solchen Stadien am Querschnitte zwei nebeneinander liegenden Kernen, am Längsschnitte bloß einem – das andre finden wir auf irgend einem nachfolgenden Schnitt –, also in einer Lage, die derjenigen der Connectivzellen im fertigen Bauchstrang vollkommen entspricht (Fig. 15*a*, Fig. 23).

Jetzt erst, da sich die künftigen Connectivzellen beinahe auf ihre prädestinierte Stelle verschoben haben, fangen sie an auch ihr Äußeres zu verändern. Sie werden nämlich chromatinreicher, und daraus resultiert auch ihre tiefere Färbung. Von irgend einem Plasmaleibe findet man in diesen jungen Stadien nicht die kleinste Spur (Fig. 15*b*, 16 usw.). Nachdem die Kerne chromatinreicher geworden sind, fangen sie an sich langsam zu vergrößern, so daß sie endlich die Neuroblaste an Größe überholen (Fig. 19), welcher Größenunterschied später noch bedeutender wird (Fig. 17). In den vorgerückten Stadien, wo sich die Entfernungen zwischen je zwei Ganglienknoten insofern vergrößert haben, daß wir schon fast regelrechte Connective vor uns haben, finden wir am Querschnitte, dessen Fläche sich im Verhältnis zu früheren durch die Connectivkerne geführten Querschnitten, dank der stattgefundenen Verlängerung, auffallend verminderte, recht interessante Verhältnisse. Die Mitte des Durchschnittes der jungen Connective nimmt ein ziemlich großer, chromatische Granula enthaltender Kern, tiefrot (am Karminpräparate) gefärbt, ein. Um diesen Kern herum verlaufen nun in radiärer Anordnung zahlreiche punktförmige Durchschnitte der Nervenzellausläufer, beziehungsweise der Neurofibrillen. Gleichzeitig gruppieren sich immer mehrere solche radiäre Reihen zu größeren Komplexen zusammen, zwischen welchen sich lichte Streifen befinden, die immer zwei benachbarte solche Komplexe voneinander trennen (Fig. 24). In diesen lichten Streifen differenziert sich das Protoplasma der Connectivzellen. Man findet in solchen Stadien zwei solche Querschnitte nebeneinander (zwei Connectiven entsprechend); jedes Connectiv ist mit einer dicken bindegewebigen Scheide,

Neurilemmscheide, umhüllt. Dorsal sind beide Connective durch eine bindegewebige Brücke miteinander verbunden (Fig. 21). Unter dieser Verbindungsbrücke kommt ein Durchschnitt eines feinen Faserbündels zum Vorschein, was selbstverständlich nichts andres sein kann als der sogenannte mediane FAIVREsche Nerv (Fig. 24).

Daß es sich in diesem Stadium keineswegs ausschließlich um die Neurofibrillen handelt, dafür scheint ein ähnlicher Durchschnitt zu sprechen, der in der Fig. 20 veranschaulicht ist. Es handelt sich hierbei um ein gleich altes Stadium wie dasjenige war, welchem die soeben besprochene Fig. 24 entlehnt ist. Die Verhältnisse sind hier fast gleich; nur sehen wir, daß die quer durchschnittenen Fibrillen von zweierlei Art sind. Die einen — das Präparat wurde nach HEIDENHAIN behandelt — haben sich entfärbt und erscheinen also grau, die andern zeigen eine höhere Affinität zu dem Eisenhämatoxylin und sind schwarz. Diese Verschiedenheiten in der Weise, wie sich die einzelnen Komponenten der centralen Masse gegen die genannte Farbe verhalten, wiederholen sich nach Sublimat mit überraschender Regelmässigkeit, und man kann auf Grund von vielen analogen Fällen ohne weiteres annehmen, daß die schwarzen Fibrillen die Neurofibrillen, die grauen jedoch die Bindegewebsfasern sind. Es ist jedoch trotzdem nicht ausgeschlossen, daß sich z. B. die Bindegewebsfasern gegen die Entfärbung verschiedenartig verhalten können, so daß die einen schwarz und die andern gleichzeitig entfärbt erscheinen könnten — solche Fälle kommen aber doch recht selten, und dann immer nur nach prolongierter Fixation mit konzentrierter Sublimatlösung, vor. (Die in Rede stehende Figur zeigt bloß die eigentlichen Connectivdurchschnitte.)

Die Differenzierung der Connectivzellen besteht in den ersten Stadien darin, daß sich die Kerne mit einer Portion Plasma versehen, oder besser, daß sich das Protoplasma um die Kerne herum vermehrt, und daß der Körper der künftigen Connectivzelle einige Ausläufer entsendet, die sich nach allen Seiten hin erstrecken (Fig. 39). Ein Teil dieser Ausläufer setzt sich senkrecht oder unter einem mehr oder weniger stumpfen Winkel an das Neurilemm an. Jetzt kommt es zu den definitiven Differenzierungen im Innern der Connectivzelle.

Das Protoplasma des Körpers, sowie der Ausläufer, der dickeren Stämme, sowie der dünnsten Ästchen scheidet starre elastische Fasern aus, welche den definitiven Stützapparat bilden. Es besteht also auch hier keine Erstarrung oder Dichtwerden der eigentlichen Zellausläufer, sondern eine intraplasmatische Differenzierung der Gliafasern, die, in den Ausläufern liegend, einerseits mit der Neurilemmscheide in

direkte Beziehung treten, anderseits ziemlich tief in das Protoplasma der Mutterzellen, manchmal nahe bis zum Kerne reichen. In der Entstehungsweise der eigentlichen Stützfasern stimmen die Connectivzellen mit den Medianzellen vollkommen überein.

Die vollständig ausgebildete Connectivzelle zeigt überhaupt interessante Verhältnisse. Auf den mit Delafields Hämatoxylin gefärbten Präparaten erscheint der blaue verästelte Körper der Medianzelle in recht auffallender Weise. Das Protoplasma zeigt eine ziemlich starke Affinität zu dem genannten Kernfarbstoff, in welcher Hinsicht es sich gleich wie dasjenige der Medianzellen und anderseits auch gewissermaßen der Ganglienzellen verhält. Auf einem Querschnitte sieht man um den Kern herum ein recht dünnes Reifchen von Protoplasma, und aus diesem spärlichen Plasmaleibe erstrecken sich lange, dünne, verästelte Ausläufer nach allen Seiten hin, bis zu der peripheren bindegewebigen Neurilemmscheide (Fig. 25). Die zwischen den Ausläufern gelagerte Masse scheint aus lauter Körnchen zusammengesetzt — es sind quergeschnittene Fasern — und imbibiert sich ziemlich intensiv mit Orange G. Das perinucleare Protoplasma setzt sich manchmal in zungenartigen Ausläufern oder in verschiedenartigen Ausbuchtungen fort, aus welchen sich erst, geradeso wie aus dem eigentlichen (dem perinuclearen) Zellleibe, kleine konische Höcker emporheben, die sich in die die Fasern führenden Äste fortsetzen. Die soeben erwähnten größeren Ausbuchtungen können noch sekundäre, schmälere Fortsätze tragen, die sich erst in die eigentlichen radiären Ausläufer zersplittern (Fig. 29). Die hier besprochenen Formverhältnisse der Connectivzelle sind hauptsächlich an den etwas hinter dem Zellkerne geführten Schnitten deutlich, also dort, wo die Zelle nicht ganz central getroffen ist. Auf solchen Schnitten läßt sich die spinnenartige Form der Zelle vollkommen erkennen (Fig. 30). Die Ausläufer sind an der Peripherie etwas trichterartig erweitert, so daß sie sich an dem Neurilemm vermittels niedriger Kegelchen befestigen. Auf einem exzentrischen Schnitte sieht man, daß das Protoplasma der Connectivzellen nahe dem Kern etwas lichter gefärbt ist und in der Nähe von den Abgangskegeln der Radien sowie in diesen letzteren einen tiefen Farbton, der einer dichteren Beschaffenheit des Plasmas entspricht, annimmt. Die radiären Ausläufer der Zellen liegen nicht nur in der queren Ebene, welche durch den Kern oder in der unmittelbaren Nähe von demselben geht, sondern die Ausläufer streben nach allen Seiten hin, so daß sie einmal senkrecht auf den Neurofibrillen des Connectivs stehen, ein andermal sich mit den letzteren kreuzen oder endlich parallel

mit dem Fibrillenstrome verlaufen (Fig. 39). An den mittels Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN gefärbten Schnitten sind die Ausläufer der Connectivzellen faserartig, schwarz gefärbt, und lassen sich ebenfalls bis zur Neurilemmscheide verfolgen (Fig. 28). Sie scheinen an solchen Präparaten direkt an die Kernmembran befestigt zu sein.

Obwohl also, wie gesagt, die Form der Connectivzellen, dank ihrer zahlreichen radiären Ausläufer durchweg, auf dem Quer- sowie auf dem Längsschnitt, eine spinnenartige ist, so schauen sie während der gewöhnlichen Färbemethode doch ganz anders aus. Wo z. B. bei der HEIDENHAINschen Methode die Schwärzung der Ausläufer nicht gelingt, oder wenn man z. B. das DELAFIELDsche Hämatoxylin benutzt, so erscheinen am Längsschnitt die Connectivzellen als fast ganz nackte Kerne, die in der Längsachse etwas in die Länge gezogen sind und eine längliche spärliche Plasmaportion aufweisen (Fig. 26, 27). Auch in dieser Hinsicht stimmt das Äußere der in Rede stehenden Zellen mit den unter ähnlichen Bedingungen vorkommenden Verhältnissen überein (vgl. Fig. 14). In ähnlicher Weise wurden die Connectivzellen von den älteren Autoren und auch von HERMANN beschrieben.

Die Ausläufer der Connectivzellen anastomosieren nie untereinander; dagegen finden wir viele Verbindungen mit andern Zellen, und zwar mit den Connectivzellen der benachbarten Connective und mit den benachbarten Medianzellen.

Die Verbindung, oder das direkte Übergehen der Längsfibrillen einer Connectivzelle in die des nächsten Connectivs, habe ich in recht überzeugender Weise an einem weniger gelungenen, nach APÁTHY vergoldeten Präparate beobachten können. Auf solchen Präparaten lassen sich überhaupt die Strukturen des Nervenstranges vorzüglich studieren. Das hier in Betracht kommende Präparat war nur insofern nicht ganz gelungen, als auf ihm die Nervenfibrillen nicht genug geschwärzt wurden. Sonst sind aber auch solche Präparate für anderweitige Studien recht brauchbar, ja sie übertreffen, was ihre Schärfe anbelangt, manchmal sogar die gelungensten Eisenhämatoxylinpräparate.

Auf solchen Präparaten habe ich eine Stelle gefunden, wo der Bauchstrang, hauptsächlich jedoch im Connectiv, auf dem Schnitte recht seltsam ausschaute. Es fand hier eine Verdrehung statt, so daß auf der einen Seite die Connectivzelle durch ihre Hälfte bis zum Kerne quer durchschnitten war, wobei also der radiäre Verlauf der Ausläufer sichtbar geworden ist, die andre Hälfte aber war ihrer Länge nach durchschnitten, der Verlauf der Fibrillen war parallel bis zur einer andern entfernteren Stelle, in welcher wieder die radiären Fibrillen

vorhanden waren. Es ist klar, daß man es hier mit einem direkten Übergange der Längsfibrillen einer Connectivzelle durch das Ganglion in die benachbarte zu tun hat.

Die radiären Fibrillen pflegen nie untereinander zu anastomosieren, was in noch höherem Maße für die Längsfibrillen gültig ist. Den selbständigen Verlauf der Bindegewebsfasern der Connectivzelle zeigt die nach einem Heidenhainschen Präparate gezeichnete Fig. 33. Die gliösen Fibrillen sind hier vollkommen geschwärzt, laufen frei, ohne irgend eine Anastomose zu bilden, nebeneinander durch das Connectiv; sie sind nicht ganz geradlinig, sondern etwas wellenförmig und entbehren jeder Varicosität. Sie sind nicht alle gleich dick.

Recht schöne Bilder liefern uns diejenigen Präparate, die nach vorhergegangener trefflicher Fixation mit Hämatoxylin nach Delafield mit Orange G kombiniert behandelt wurden. Auf solchen Präparaten befindet sich am Längsschnitt eine Anzahl von starken welligen Linien, die parallel nebeneinander verlaufen, und überdies auch mehr oder minder zahlreiche feinere, die senkrecht auf die ersteren orientiert und bedeutend kürzer sind. Diese zweite Art von Fasern ist am zahlreichsten in der nächsten Umgebung des Kernes. Sie sind nichts andres als Bruchstücke von radiären Fasern, die so gekrümmt sind, daß irgend ein Teil derselben in die Schnittebene fallen kann; dadurch wird auch die Kürze dieser Fäserchen erklärt. Beiderlei Fasern aber sind nicht mehr so scharf und glatt wie am Eisenhämatoxylinpräparate, sondern diese blauen Fasern weisen feine Varicositäten auf. Dieser Umstand ist dadurch erklärlich, daß das Eisenhämatoxylin die Fibrillen allein färbt, welche immer, wie schon erwähnt, der Varicositäten entbehren und vollkommen glatt sind, wogegen das Delafieldsche Hämatoxylin die gesamten Ausläufer der Connectivzelle, also die eigentlichen gliösen Fibrillen mitsamt dem die letzteren begleitenden Plasma zum Ausdruck bringt (Fig. 31, 32).

Ich habe soeben bemerkt, daß die bindegewebigen Fasern der Connectivzellen untereinander nie Verbindungen eingehen. Es sei jedoch gleich erwähnt, daß dies nur in gewisser Hinsicht der Fall ist, denn die nach Apáthy vergoldeten Präparate lassen eine andre interessante Struktureigentümlichkeit der Connectivzelle klar hervortreten, wie man es vermittels keiner andern Behandlungsmethode erreichen kann. Ich habe schon früher den Umstand berührt, daß an den vergoldeten Präparaten, es mag die Neurofibrille geschwärzt sein oder nicht, die faserigen Bestandteile recht scharf hervortreten. Und was die Struktur der Connectivzellen im speziellen betrifft, so lassen uns

solche Präparate erkennen, daß die feinsten Ästchen der Connectivzellausläufer keineswegs die letzten Stützmittel sind, sondern daß zwischen den Ausläufern, den starken wie den feinsten, ein äußerst feines bindegewebiges Netz ausgespannt ist. Dieses Netz ist so fein, daß es sich sozusagen an der Grenze des mikroskopischen Sehens befindet, doch aber, dank seiner Schärfe, mit den besten Beobachtungsmitteln, sichtbar ist. Dieses Netz entbehrt aller Varicositäten und Knotengranula; es ist überall vollkommen gleichmäßig und gleich fein (Fig. 40, 45). Hier und da läßt sich beobachten, daß sich die feinsten Ausläufer, beziehungsweise Fibrillen der Connectivzelle manchmal früher, bevor sie das Neurilemm erreichen, in dieses Netz auflösen (Fig. 45). In der Mitte dieses Apparates liegt der große Kern, mit einer Portion Ausbuchtungen bildenden Protoplasmas. In dem Plasmaleibe lassen sich sehr feine Fibrillen beobachten, die in die Ausläufer übergehen — wieder ein Zeugnis dafür, daß die Fibrillen als eine intraplasmatische Differenzierung aufzufassen sind.

Das ganze von den Connectivzellen gebildete Gerüst knüpft sich also einerseits an das Neurilemm an, aber auch untereinander sind die Connectivzellen intim verbunden. Sie bilden also alle untereinander eine ununterbrochene Kette und dienen mit ihren Ausläufern zur Befestigung der nervösen Bestandteile und zur Isolation der einzelnen Neurofibrillen voneinander.

Was den Zusammenhang der Connectivzellen untereinander anbelangt, so ähneln sie in diesem Punkte den Medianzellen ganz, und auch der schon weiter oben erwähnte direkt nachweisbare unmittelbare Zusammenhang (Fig. 34) zwischen Median- und Connectivzellen spricht für die Annahme, daß die Connectivzellen auch physiologisch den Medianzellen vollkommen gleich sind, daß sie also die zweite Kategorie der Neuroglia vorstellen. Äußerst gewichtig ist hier aber die Struktur der Connectivzelle überhaupt.

Die Medianzellen und die Connectivzellen bilden also ein einziges festes Gliagerüst für den ganzen Bauchstrang, und es haben mit der Nerventätigkeit weder die Medianzellen, wie es die älteren Autoren gewollt, noch die Connectivzellen, die Apáthy als »Nervenspindel« betrachtet, gar nichts Gemeinsames. Dafür spricht außer den soeben beschriebenen Eigenschaften beider Zellarten nicht in letzter Linie der Umstand, daß auf den mit specifischen Methoden auf Nervenelemente behandelten Präparaten, namentlich auf solchen nach Cajal, die Silberimprägnation ohne Ausnahme immer ein Negativbild dieser Zellen abgibt. Wenn wir z. B. einen Schnitt durch das Ganglion an

der Stelle der Medianzelle beobachten, so sehen wir, wie auf dem Cajalschen Präparate die ganze Fläche der »Punktsubstanz« von quer- oder längsgeschnittenen schwarzen Neurofibrillen, die sich scharf von dem gelben Hintergrund abheben, erfüllt ist, bis auf zwei senkrechte, paramediane Strecken, die nach unten in ein viereckiges, jeder Imprägnation entbehrendes Gebilde einmünden: die Medianzelle mit den zwei Hauptausläufern. Dasselbe beobachten wir auf einem Schnitt durch die Connective. Hier kommt eine sternförmige Lücke in der Imprägnation vor, die einer Connectivzelle der Form nach vollkommen gleich ist. In der Mitte dieses Negativbildes wird der dunkelgelbe Kern sichtbar. Die Gruppierung der Neurofibrillen in zahlreiche »Pakete« ist auf solchen Präparaten recht deutlich sichtbar (Fig. 41).

Die bisher beschriebenen Organisationsverhältnisse der Connectivzellen gelten im vollen Umfang für die Art *Glossiphonia (Clepsine) sexoculata*. Sonst herrscht aber in der Bauart der Connectivzelle bei allen Hirudineen in den hauptsächlichsten und wesentlichen Punkten voller Einklang — wir begegnen hier derselben Tatsache wie bei den Medianzellen. Gerade wie bei diesen gab es einzelne Abweichungen, die für die allgemeine Auffassung des wahren Wesens und der Bedeutung der Medianzelle keineswegs ausschlaggebend sind, so ist es auch bei den Connectivzellen der Fall. Ich erlaube mir an dieser Stelle auf einige solche Details in Kürze einzugehen. Schon Apáthy (1870) hat darauf hingewiesen, daß bei *Glossiphonia bioculata* und *heteroclita* die Connective zwei Kerne zu enthalten pflegen. Diese Angabe gilt für die allerjüngsten Stadien gerade so wie für die reifen Tiere[1]. Es ist jedoch besser zu sagen, daß nicht die Verdoppelung der Kerne in den Connectivzellen der Gattung *bioculata* typisch ist, sondern eine Vermehrung, da man manchmal anstatt zwei Kernen auch drei Kernen begegnet (Fig. 22, links). Die Kerne können dann einander berühren, oder voneinander entfernt sein — in diesem letzteren Falle sind sie aber mit einem Plasmastreifen verbunden (Fig. 22, rechts). In dieser

[1] Es sei hier erwähnt, daß ich die *Glossiphonia bioculata* in einigen Exemplaren in den Institutsaquarien gegen Ende August gesammelt, und daß ich außer sehr jungen Exemplaren von 3 mm an auch alte Individuen gefunden habe, die eine ganze Menge von Eiern auf den niedrigsten Stufen der Embryonalentwicklung an ihrer Bauchseite mitschleppten, was einem natürlich in der erwähnten Jahreszeit recht auffallen muß. Ob die Eierablage zwei- oder mehrmal in einem Jahre stattfindet, oder ob hier die veränderten Lebensbedingungen mit im Spiel waren, muß dahingestellt bleiben

Hinsicht herrscht keine Regel; wir begegnen bei verschiedenen Individuen mehrfach dreifachen Kernen, und zwar in verschieden gelegenen Connectiven. Manchmal kommen auch einfache Kerne bei der genannten Species vor; auch die gegenseitige Lage der vermehrten Kerne ist variabel, da sie einmal in der senkrechten Ebene (Fig. 22), ein andres Mal in der Längsachse des Connectivs liegen (Fig. 26).

Die Vermehrung der Kerne übt im allgemeinen keinen Einfluß auf die Zusammensetzung des Connectivs aus, obzwar man nicht leugnen kann, daß bei der Verdoppelung der Kerne gewisse interessante Strukturen zum Ausdruck kommen. So z. B. sieht man auf den HEIDENHAINschen Präparaten, daß in einigen Fällen die die Connective zusammensetzenden Fibrillen zwischen den voneinander gerückten Kernen eine auffällige Verdichtung aufweisen, so daß das ganze den Eindruck einer schwarzen dichten Spindel macht (Fig. 41). Die Pole der Spindel nehmen eben die beiden Kerne ein.

Ein andres Mal begegnen wir dagegen einer dicken auffallenden Fibrille, die, stark wellenförmig gebogen, die beiden Kerne verbindet, indem sie sich mit ihren beiden Enden an die Kernmembranen anzuheften scheint (Fig. 42). Diese Fibrille unterscheidet sich auf den ersten Blick von den übrigen, welche die Connective bilden. Wie man diese Sachen erklären soll, darüber kann ich leider keine näheren Aufschlüsse geben.

Endlich sei mir erlaubt noch eine Eigentümlichkeit zu erwähnen. Es handelt sich um die marine Art *Pontobdella*. Die Connectivzellen der *Pontobdella* zeichnen sich durch die kolossalen Dimensionen ihrer Kerne und durch die große Zahl der Ausläufer aus. In dem wirklich ungeheuren Zellkern ist die chromatische Substanz in der Form von Bröckelchen unregelmäßig zerstreut. Die einzelnen Partikelchen des Chromatins bilden hier und da dichtere Gruppen. Die Ausläufer sind sehr zahlreich und reich verästelt; dagegen ist ihre Länge nicht so groß wie bei den andern Arten, was natürlich mit der Dimension des Kernes in engem Zusammenhange steht. Sonst sind die Bauverhältnisse des Bauchstranges von *Pontobdella* dieselben wie bei den andern Arten (Fig. 43).

Die Connectivzellen, die wir unbedingt, wie aus dem Vorhergesagten hervorgeht, für Gliazellen halten müssen, hat zum ersten Male FAIVRE gesehen; er selbst hält sie nicht für Gebilde nervöser Natur — dies haben erst die späteren Autoren getan. ROHDE hat sich, gerade so wie über die Medianzellen, auch über diese Zellgattung nur reserviert

und nicht ganz klar ausgesprochen und nennt diese Gebilde unrichtig »commissurale« Zellen. Dieser Forscher hat (l. c. S. 44) ihre fibrilläre Struktur, wie auch andre Eigenschaften, die Bauart der in Rede stehenden Zellen betreffend, richtig erkannt. Trotzdem aber betrachtet er die Bedeutung der Connectivzellen nicht näher, und erst in dem Resümee drückt er sich folgendermaßen aus: »In jedem der beiden Commissurenstränge findet sich etwa in der Mitte zwischen den Ganglien je eine sehr große Nervenzelle (Commissurenzelle)« usw. Daraus erhellt, daß Rohde geneigt ist, diese Zellart für nervös zu halten.

Es sei mir noch erlaubt, in voller Kürze auch die eigentümliche Anschauungsweise Apáthys zu erwähnen. In seinen »Studien über die Histologie der Najaden« sagt er auf S. 628: »Ich unterscheide die zelligen Elemente des Nervensystems der Muscheln in Ganglienzellen und Nervenzellen. Erstere dienen für die Nervenfasern als Ausgangspunkte, unterbrechen sie hie und da und vermitteln ihre Endigung. Die Nervenzellen liegen in den Nervenfasern selbst . . Die Nervensubstanz, d. h. die leitende Substanz, ist auch hier Produkt der Nervenzellen und nicht als bloßer Fortsatz der Ganglienzellen aufzufassen. Die Primitivfibrillen sind hier, ähnlich wie bei den Muskeln, durch eine interfibrilläre Substanz zusammengehalten« usw. Diesen Unterschied hält der genannte verdienstvolle Forscher noch 2 Jahre später aufrecht (1890) und diskutiert ausführlicher den Unterschied zwischen den Ganglien und Nervenzellen. Er hält auf Grund dieser seiner Erwägungen die Connective für eine Nervenspindel und die Connectivzellen für regelrechte Nervenzellen. Aus der Connectivzelle soll nach Apáthy die leitende Substanz entstehen, welche an der Peripherie gelegen ist, wogegen der plasmatische Teil im Innern gelegen ist und die Achse der ganzen Nervenspindel bildet. Es ist klar, daß diese Auffassung nicht ganz treffend ist, da die Connectivzellen mit der Leitung nichts Gemeinsames, mindestens in erster Instanz, haben, und nur Stützelemente sind. Die erwähnte Auseinandersetzung Apáthys ist, obzwar recht interessant, doch etwas dunkel und schwer verständlich, abgesehen davon, daß man keine natürlichere Erklärung der Connectivzellen zur Disposition hat als die oben angeführte.

Außer den bisher besprochenen Bestandteilen der »Punktsubstanz«, den Median- und Connectivzellen, den Neurofibrillen und Gliafasern als Ausläufer beider genannter Zellarten, befinden sich in der centralen Masse noch andre Elemente. Es sind hier und da zerstreute,

ziemlich seltene, winzige Kernchen, deren Herkunft zu eruieren mir leider nicht gelungen ist. Auch ihre Bedeutung kann ich nicht sicher feststellen, es ist aber höchst wahrscheinlich, daß es zu den Umhüllungen der stärkeren Nervenfasern zugehörige Kerne sind. Nur das konnte ich sicherstellen, daß diese äußerst kleinen Elemente in keiner Beziehung zu den bisher von uns berücksichtigten Gliageweben gehören.

Bilder von gleichem Interesse und gleich instruktiv wie bei den Gliazellen liefert die HEIDENHAINsche Methode auch bei den Nervenelementen und der Neurilemmscheide. Es sei mir also gestattet, etwas über diese Verhältnisse zu bemerken.

Ich habe einige Schnittserien erhalten, die fast dieselben Bilder lieferten wie die silberne Methode von RAMÓN Y CAJAL. Hauptsächlich die Horizontalschnitte durch den Bauchstrang der erwachsenen *Glossiphonia*-Gattungen und *Nephelis* zeigten manchmal schwarze, stark wellenförmige und gebogene Nervenfibrillen, die, einander parallel verlaufend, von einer blaßgrau gefärbten Masse isoliert sind. Der Verlauf der Neurofibrillen läßt sich hauptsächlich in den Connectiven vorzüglich verfolgen. Jedoch nicht nur die in der centralen Masse und in den Connectiven verlaufenden Fibrillen haben die schwarze Färbung angenommen, sondern oft auch die in den Zellausläufern eingebetteten Neurofibrillen. Fig. 47 und 48 zeigen davon Beispiele. In dem Körper und dem Ausläufer der in der Fig. 47 abgebildeten Zelle sind zwei scharfe gebogene glatte Fibrillen gelegen, die fast bis zur Kernoberfläche hinreichen. Dagegen in den auf Fig. 48 abgebildeten Zellen findet sich je eine Nervenfibrille. Alle drei in Rede stehende Zellen rühren aus den lateralen Ganglienzelllagen eines und desselben Ganglions her. Die eine Fibrille zeigt außerdem, nachdem sie in den Zellleib vorgedrungen ist, eine Bifurcation — was natürlich nichts andres ist als der Anfangspunkt der Fibrillengitter, wie man sie sehr schön nach RAMÓN Y CAJALscher Silbermethode zu Gesicht bekommt (Fig. 46). Man muß gestehen, daß solche Verhältnisse ziemlich selten vorzukommen pflegen auf Präparaten, die auf die allgemein übliche Weise der Sublimatfixation und Eisenhämatoxylinfärbung angefertigt worden sind. Dagegen kann man solche Bilder viel öfter an solchen Präparaten beobachten, welche in einer konzentrierten Sublimatlösung, der eine Spur von Kochsalz beigemengt wurde, eine längere (bis 72 Stunden) Zeit gelegen sind und bei welchen während der Färbung die Zeitdauer sowohl der Beizung wie auch der Färbung auf das Zwei- und Dreifache prolongiert wurde.

Auf denselben Präparaten habe ich Gelegenheit gehabt, die Zusammensetzung der Neurilemmscheide zu beobachten, deren Flächenschnitte ein recht eigentümliches Äußere bieten, hauptsächlich dann, wenn es uns gelingt, auf die bereits erwähnte Weise eine vollkommene Schwärzung der Zellausläufer zu erzielen.

Schon auf den Quer- und Längsschnitten der Neurilemmscheide ist ihre fibrilläre Beschaffenheit auffallend. Auf dem Flächenschnitte sehen wir, daß die gesamte Neurilemmscheide aus dicht nebeneinander gereihten Zellen besteht, welche zahlreiche Ausläufer in zwei entgegengesetzten Richtungen aussenden. Die Zellen sind birnförmig, spindelartig oder viereckig, je nachdem, wieviel Ausläufer sie besitzen. Die Bindegewebsfasern, die sich in ein dichtes Faserwerk zusammenflechten, entspringen regelmäßig ziemlich langen Zipfeln, in welche sich die Ecken der Zellen verlängern (Fig. 51). Die Bindegewebsfasern verlaufen wellenförmig, sind anfangs dicker und zersplittern sich allmählich in feinere Fasern, welche in ihrer Gesamtheit die membranöse Neurilemmscheide bilden.

Auf Grund der vorangehenden Beobachtungen und Erfahrungen muß man zu der Ansicht kommen, daß die bisherigen Anschauungen über den Charakter der sogenannten »Punktsubstanz« umgestaltet werden müssen. Es ist wahr, daß manche neuere Autoren zu der Überzeugung gelangten, daß die Leydigsche »Punktsubstanz« kein Gebilde sui generis, kein selbständiges, einheitliches Gewebe ist — trotzdem aber ist diese Anschauungsweise, obzwar sie durchaus dem wirklichen Sachverhalt vollkommen entspricht, nicht so weit vorgedrungen, um eine allgemein anerkannte Wahrheit zu werden, was meines Erachtens nur deswegen nicht geschehen ist, da diese Auffassungsweise nie genug hervorgehoben und apodiktisch betont wurde. Diese Umstände sind allein daran schuld, daß, obzwar, wie erwähnt, einige Autoren, indem sie von der »Punktsubstanz« sprachen, in dieser Masse immer zweierlei Elemente unterschieden, doch in einer überwiegenden Zahl der Arbeiten der Leydigsche Terminus »Punktsubstanz« weiter benutzt wurde, und daß man sich unter dieser Bezeichnung traditionell eine einheitliche Masse, mindestens genetisch einheitlich, vorstellte. Daß dies nicht nur wenig zutreffend, sondern sogar irrtümlich ist, das soll von neuem auch die vorliegende Abhandlung beweisen. Das war wenigstens der Zweck der vorliegenden Zeilen.

Leydig selbst definiert weder in seinem »Lehrbuch der Histologie« (1857), noch in den späteren Schriften die »Punktsubstanz« in einer

genügend klaren Weise. Dadurch vielleicht ist es geschehen, daß sogar diejenigen Autoren, die diesen Begriff acceptiert hatten, doch denselben fortwährend in gewissen Punkten korrigierten oder nachträglich zu vervollkommen trachteten. LEYDIG selbst unterscheidet zwei Arten von Punktsubstanz: die extracelluläre und eine intracelluläre, wobei die erste ganz verschwinden kann (l. c. S. 61); es besteht jedoch zwischen beiden kein prinzipieller Unterschied. Er beruft sich auf die Angaben von LEUCKART, welcher beobachtete, daß z. B. die Acalephen und Nemertinen keine Ganglienzellen besitzen, »sondern daß eben die gleichmäßige Punktsubstanz das verzweigte nervöse Röhrensystem anfülle« (S. 61). Man sieht daraus, daß LEYDIG ursprünglich außer der Punktsubstanz noch eine andre Komponente im Nervensystem angenommen hat. An einer andern Stelle (S. 58) sagt er: »Die Nervensubstanz erscheint morphologisch auch hier als Zellinhalt und als streifige, den Fibrillen der Vertebraten entsprechende Materie« und endlich (S. 182): »Die Nervencentren (Gehirn und Ganglien) sind Aggregate von Nervenzellen und fibrillärer Nervensubstanz, welch letztere . . . . auch einen mehr ausgesprochenen Charakter wirklicher Fasern angenommen haben kann.« Man sieht gleich, daß der Begriff der Punktsubstanz nicht einmal LEYDIG vollkommen klar war und scharf abgegrenzt — nicht im entfernten so klar, wie seinen Epigonen.

So z. B. gibt LEYDIG in seinen »Untersuchungen« (1883) an, daß das ganze Nervensystem aus Spongioplasma besteht, welch letzteres ein »Balkennetz« bildet und sich als zähe faserige Streifen oder Linien bis in die Nervenwurzeln ausbreitet — und dann aus halbflüssigem Hyaloplasma, die das eigentlich Nervöse vorstellt. Die zähen Faserlinien erscheinen, näherer Untersuchung unterworfen, als Längsstreifen eines Stütznetzes (Zelle und Gewebe, S. 166): dasjenige aber, was als Körnchen zum Vorschein kommt, sind Berührungspunkte der einzelnen Wandungen dieses spongioplasmatischen Netzes.

Nach LEYDIG haben sich in dieser Angelegenheit zwei Ansichten geltend gemacht: die einen Forscher haben angenommen, daß die Punktsubstanz ein einheitliches Netz oder fibrilläres Flechtwerk ist, in welches sich die Ganglienzellausläufer zerrsplittern. Manche haben dieses Netz höchst deutlich gezeichnet — am deutlichsten HALLER (1898). Die zahlreichen, diese Anschauungsweise vertretenden Beobachter stimmten in den Hauptpunkten vollkommen überein.

Die andre Partei verteidigte dagegen die spätere Modifikation LEYDIGS, wonach das eigentlich Nervöse das »Hyaloplasma« ist. Die

hierher gehörigen Forscher sind nicht so zahlreich wie die vorigen und besitzen auch keine so überzeugenden Gründe für ihre Lehre, wie die ersteren. Hierher gehört außer LEYDIG hauptsächlich NANSEN und ROHDE. HATSCHEK hat sogar die Lehre vom Hyaloplasma in sein Lehrbuch genommen. Es läßt sich nicht leugnen, daß diese, hauptsächlich von seiten ROHDES hart verteidigte Lehre keinen Fortschritt in unserm Wissen verursachte — eher das Gegenteil.

Es fragt sich nun, wie man dazu gelangte ein distinktes Netz zu sehen, wo doch in der Wirklichkeit kein solches besteht. Die Antwort darauf ist leicht: es sind die ungenügenden Methoden der älteren Autoren daran schuld, und zwar sowohl die Färbe- wie die Fixationsmethoden. Die Hauptrolle jedoch spielt dabei die Fixation. So z. B. wenn man entweder junge oder erwachsene Exemplare von *Glossiphonia* mit Chromsäure oder Chromessigsäure fixiert, wie es bei den älteren Autoren üblich war, so erhalten wir eigentümliche Gebilde, welche durch meine Fig. 49 und 50 veranschaulicht sind.

Fig. 49 ist ein Längsschnitt (horizontal) durch die Connective. In dem oberen Connectivteile liegt der Kern der Gliazelle, mit einem langen schmalen Plasmafortsatze versehen. Um die Zelle herum sehen wir ein ausgesprochenes Fibrillennetz, dessen Binnenräume länglich sind. Auf dem Querschnitte (Fig. 50) sieht man ein Netz von andrer Form; hier sind die Binnenräume polygonal begrenzt, sehr gleichmäßig, nur hier und da sieht man größere Vacuolen. Es muß hervorgehoben werden, daß man dieses Netz nur mittels Chromsäure so distinkt und klar hervorbringen kann. Diese Gebilde müssen selbstverständlich als Artefakte aufgefaßt werden. Dadurch ist leicht erklärlich, warum manche Autoren in der »Punktsubstanz« ein netzartiges Gewebe erblicken konnten.

Eine Minorität von Autoren hat die »Punktsubstanz« für ein filzförmiges Gewebe gehalten, also für einen Komplex von Geflechte bildenden Fibrillen. So hat z. B. HUBRECHT (1880) den »Faserkern« im Gehirn von Nemertinen und die »centrale Fasersubstanz« beschrieben, wo er die Ganglienzellausläufer, welche manchmal in ganzen Bündeln durchlaufen, verschwinden läßt und den ganzen Bau dieser Massen »spongiös« nennt. Ähnlich flechten sich die Zellausläufer einfach durch nach LENHOSSÉK oder nach RETZIUS, wodurch die »centrale Punktsubstanz«, oder das HALLERsche »centrale Nervennetz«, »Dendritenzone« usw. gebildet wird.

In der Wirklichkeit also ist die »Punktsubstanz« der Hirudineen

keine entwicklungsgeschichtliche Einheit, sie ist aber ebensowenig eine morphologische und physiologische Einheit.

Die »Punktsubstanz« besteht aus zwei Gewebsgattungen, den Nervenelementen, oder Neurofibrillen, und aus der Neuroglia. Beide Bestandteile treten nie untereinander in irgendwelche Beziehungen. Nur die Bindegewebselemente gehen untereinander Verbindungen ein, um ein festes Skelet zu bilden, das sich kontinuierlich durch den gesamten Bauchstrang erstreckt und zur Befestigung und vielleicht auch zur Isolation der Neurofibrillen dient.

Das Nervöse in dem Bauchstrange gehört zu den Ganglienzellen, das Gliöse zu den Gliazellen. Die ersteren entstehen aus den Neuroblasten, die andern aus den Spongioblasten. Wir müssen also gestehen, daß prinzipiell kein wesentlicher Unterschied besteht zwischen der sogenannten »Punktsubstanz« der Evertebraten, mindestens der Hirudineen und der grauen Substanz der Wirbeltiere, welch letztere vom Grund aus kein einfaches Gebilde ist, sondern aus zwei Hauptbestandteilen zusammengesetzt ist, die streng auseinandergehalten werden müssen. Hiermit ist also die morphologische und physiologische Differenz angegeben. Und da die Entstehung der beiden Grundbestandteile von zwei verschiedenen Zellarten, wie wir nachgewiesen, abhängt, so ist auch der genetische Unterschied gegeben.

Es kann also nicht von einem einheitlichen Netze die Rede sein, sondern von einem Flechtwerke, aus zwei Grundflechtwerken, dem nervösen und dem bindegewebigen, zusammengesetzt.

Es fragt sich nun, ob es in der centralen Masse der Ganglien auch nervöse Netze gibt, oder nicht. Es gibt manche Autoren, die sich die Sache so vorstellen daß die Ganglienzellausläufer sich in das postulierte Netz der »Punktsubstanz« zersplittern und die Nervenfasern erst aus diesem Netze emportauchen. Dann hätten wir also eine Interpolation eines nervösen Netzes zwischen Ganglienzellausläufer und der Nervenfaser vor uns. Andre Autoren fassen die Sache ganz anders auf, worauf ich nicht näher einzugehen brauche, da die Sache in äußerst klarer und präziser Weise von dem Altmeister der Histologie, Retzius, analysiert und einer Kritik unterworfen wurde (1905). Uns interessiert hier nur die Frage von nervösen Netzen. Sogar in der neuesten Zeit und mit den modernen Methoden hat man solche Netze vorgefunden. Am klarsten werden sie von Prentiss (1903) gezeichnet, welcher Autor sich der modifizierten Betheschen Toluidinmethode bediente. Auf diese Weise hat er Gitterwerke der Zellfortsätze beobachten können, außer zahlreichen solchen in der centralen Masse selbst. Ich

habe das Verhalten der Neurofibrillen und der Zellausläufer wiederholt einer eingehenden Untersuchung unterworfen, natürlich, wie erwähnt, an nach APÁTHY und CAJAL behandeltem Material — hauptsächlich aber auf den CAJALschen Präparaten, wo die Reaktion vollkommen gelungen war —, und trotzdem habe ich nie irgendwelche Netze, außer den intracellulären Körbchen, gesehen, weder in den Verlauf der Ausläufer eingeschaltet, noch in der centralen Masse. In dieser Hinsicht kann ich direkt mit RETZIUS sagen: »Auch bei den stärksten anwendbaren Vergrößerungen sah ich in der Punktsubstanz nie ein Netz, nur ein Geflecht, keine Anastomen der Äste« (S. 6). Außer diesem Nervengeflecht befindet sich natürlich in der »Punktsubstanz« noch ein großer Anteil von Glia. Die aus den Ganglien durch die Nervenwurzeln heraustretenden Neurofibrillen haben alle ihre Ursprungsstelle in den Ganglienzellen, die die centrale Masse des Ganglions bedecken, und kommen direkt aus diesen hervor. Den Ganglienzellen sind keine Gliazellen, wie es ROHDE haben will, beigemengt.

Prag, den 10. Juli 1907.

Literaturverzeichnis.

APÁTHY, Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen. Mitteil. d. zool. Station zu Neapel. Bd. XII. 1897.

— Nach welcher Richtung hin soll die Nervenlehre reformiert werden? Biol. Centralblatt. Bd. IX. 1889/90, S. 527, 600, 625.

— Studien über die Histologie der Najaden. Ibid. Bd. VII. 1887/88, S. 621.

BERGH, Über die Metamorphose von Nephelis. Diese Zeitschrift. Bd. XLI. 1884. S. 284.

— Neue Beiträge zur Embryologie der Anneliden. II. Die Schichtenbildung im Keimstreifen der Hirudineen. Ibid. Bd. LII. 1891.

BETHE, Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. Thieme. Leipzig 1903.

BIEDERMANN, Über den Ursprung und die Endigungsweise der Nerven in den Ganglien wirbelloser Tiere. Jenaische Zeitschrift f. Naturwiss. Bd. XXV 1891. (N. F. Bd. XVIII.) S. 429.

BRISTOL, The metamerism of Nephelis. A contribution to the morphology of the nervous system etc. Journal of Morphology. Vol. XV. 1898. Referat: Zool. Centralblatt. Jahrg. VI. 1899, S. 285.

BÜRGER, Neue Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. Zur Embryologie von Hirudo medicinalis und Aulastoma gulo. Diese Zeitschr. Bd. LVIII. 1894.

CERFONTAINE, Contribution à l'étude du système nerveux central du Lombric terrestre. Bulletin roy. Acad. Belgique. 3me Série. Tome XXIII. Nr. 6.

FRIEDLÄNDER, Beiträge zur Kenntnis des Centralnervensystems von Lumbricus. Diese Zeitschrift. Bd. XLVII. 1888.

— Altes und Neues zur Histologie des Bauchstranges des Regenwurms. Diese Zeitschrift. Bd. LVIII. 1894.

B. HALLER, Beiträge zur Kenntnis der Textur des Centralnervensystems höherer Würmer. Arb. aus d. zool. Inst. Univers. Wien. Bd. VIII. Hft. 2.

HAVET, Structure du système nerveux des annélides. La Cellule. Tome XVII. 1900.

HERMANN, Centralnervensystem von Hirudo medicinalis. Gekrönte Preisschrif . München 1875. E. Stahl.

HUBRECHT, Zur Anatomie und Physiologie des Nervensystems. Verh. d. Koninkl. Akad. van Wetenschapen. D. XX. Amsterdam 1880.

JOSEPH, Zur Kenntnis der Neuroglia. Anat. Anz. Bd. XVII.

— Untersuchungen über die Stützsubstanz. Arbeiten aus dem zool. Institut d. Univ. Wien. Bd. XIII. Hft. 3. 1902.

KLEINENBERG, On the Origin of the Central Nervous System of the Annelids. Annal of. Nat. Hist. Vol. IX. (Abstr. Journ. Roy. Micr. Soc. Vol. II. p. 44.)

— Die Entstehung des Annelids aus der Larve von Lopadorhynchus. Diese Zeitschrift. Bd. XLIV. 1886.

LEYDIG, Vom Bau des tierischen Körpers. Tübingen. 1864. Lehrbuch d. Histologie des Menschen u. d. Tiere. Frankfurt a. M. 1857. Zelle und Gewebe. Bonn 1885.

MÜLLER, Studien über Neuroglia. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. LV. 1900.

NANSEN, Die Nervenelemente, ihre Struktur und Verbindung im Centralnervensystem. Anat. Anzeiger. Bd. III. 1888.

— The Structure and Combination of the Histological Elements of the Central Nervous System. Bergens Museum Aarsberetning for 1886. Bergen1887.

NUSSBAUM, Zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen (Clepsine). Zool. Anzeiger VII.

OKA, Beiträge zur Anatomie der Clepsine. Diese Zeitschrift. Bd. LVIII.

RAWITZ, Das centrale Nervensystem der Acephalen. Jenaische Zeitschr. Bd. XX.

RETZIUS, Punktsubstanz, »Nervöses Grau« und Neuronenlehre. Biolog. Unters. Neue Folge. Bd. XII. Nr. 1/2.

ROHDE, Histologische Untersuchungen über das Nervensystem der Hirudineen. — Zoologische Beiträge. Bd. III. Hft. 2.

RORIC, On the Anatomy of the Nervous System in the Lumbricus terrestris. Quart. Journ. Vol. III. 1863.

SALENSKY, Études sur le développement des Annélides. II. Développement de Branchiobdella. Archives de Biologie. Vol. VI. 1887.

C. SCHNEIDER, Vergleichende Histologie der Tiere. Jena 1902.

SCHULTZE, Die fibrilläre Struktur der Nervenelemente bei Wirbellosen. Arch. f. mikrosk. Anat. XVI. 1879.

SOUKATCHOFF, Contributions à l'étude du système nerveux de la Nephelis vulgaris. Trav. Soc. Imp. Natur. St. Pétersbourg. Vol. XXVII. Livr 4. Referat: Zool. Centralblatt. 1899.

SPENGEL, Development of the Central Nervous System of Annelids. Biolog. Centralblatt. Bd. II.

— Oligognathus Bonelliae. Mitteil. d. zool. St. z. Neapel. Bd. III.

VEJDOVSKY, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. 1888—1892.

VIGUIER, Anatomie comparée des Hirudinées. Compt. rend. Ac. Paris. T. LXXXIX.

VOIGT, Beiträge zur feineren Anatomie und Histologie von Branchiobdella varians. Arb. aus d. zool. Inst. Würzburg. Bd. VIII. Hft. 1.

WAWRZIK, Über die Stützgewebe des Nervensystems der Chaetopoden. Zool. Beiträge. Bd. III. Hft. 2.

WHITMANN, The Embryology of Clepsine. Quart. Journ. Vol. XVII. A Contribution to the History of the Germ-Layers in Clepsine. Journal of Morphology. Vol. I. 1887.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXIV und XXV.

Fig. 1. Ein Längsschnitt durch drei junge Ganglien mit vier Connectivzellen.

Fig. 2. Ein Längsschnitt durch sieben Ganglien, der alle jungen Mediankerne getroffen hat.

Fig. 3. Ein etwas schräger Längsschnitt durch zwei junge Ganglien, welcher die Mediankerne und zugleich auch den Connectivkern getroffen. Alles von *Glossiphonia sexoculata*. HEIDENHAIN. Mittlere Vergrößerung.

Fig. 4. Ein Spongioblast für die künftige Medianzelle, von den Neuroblasten, die bereits mit Plasmastreifen versehen sind, umgeben. HEIDENH.

Fig. 5. Ein Längsschnitt durch einen jungen Bauchstrang. Die Gliazellen noch nicht entwickelt. Die »Punktsubstanz« besteht aus lauter Nervenfibrillen. HEIDENH.

Fig. 6. Ein Querschnitt durch ein ähnliches Stadium. Ein nackter Medianzellen-Spongioblast, anstatt »Punktsubstanz« die Neurofibrillen. HEIDENH.

Fig. 7. Querschnitt durch die vier Gruppen von Neurofibrillen. HEIDENH.

Fig. 8. Ein Spongioblast (Medianzelle), im Querschnitte. Der Kern vergrößert, mit feingranulierter Plasmaportion umgeben. Pikromagnesiakarmin.

Fig. 9. Ein medianer Spongioblast. Pikromagnesiakarmin.

Fig. 10. Ein medianer Spongioblast, weiter differenziert, bereits mit den Hauptausläufern versehen. Pikromagnesiakarmin.

Fig. 11. Ein noch vorgeschritteneres Stadium der Medianzelle. HEIDENH.

Fig. 12. Fibrillärer Charakter der dorsalen Ausläufer einer jungen Medianzelle. HEIDENH.

Fig. 13. Zwei Medianzellen im Längsschnitte, untereinander anastomosierend. HEIDENH.

Fig. 14. Zwei Medianzellen horizontal durchschnitten. HEIDENH.

Fig. 15*a*, *b*; Fig. 16, 17, 19. Verschiedene Entwicklungsstadien der Connectivzellen im Frühzustande. Pikromagnesiakarmin.

Fig. 18. Zwei Mediankerne vergrößert, chromatinreich, bevor sie sich mit Plasmaleib umgeben. Pikromagnesiakarmin.

Fig. 20. Zwei junge Connectivzellen im Querschnitt. Die Neurofibrillen durch die Plasmaausläufer der Connectivzellen in einzelne radiäre keilförmige Pakete geordnet. HEIDENH.

Fig. 21. Zwei junge Connectivzellen. HEIDENH.

Fig. 22. Die Connectivzellen von *Glossiphonia bioculata* mit vermehrten Kernen. DELAFIELD — Bordeaux R.

Fig. 23. Ein sehr frühes Stadium des Connectiv-Spongioblastes. Pikromagnesiakarmin.

Fig. 24. Ein junges Stadium der Connectivzellen. Pikromagnesiakarmin.

Fig. 25. Querschnitt durch die Connectivzellen von *Glossiphonia bioculata*. DELAFIELD Orange G.

Fig. 26. Ein Längsschnitt durch die Connectivzelle derselben Art. DELAF. Eosin.

Fig. 27. Ein Horizontalschnitt durch die Connective. HEIDENH.

Fig. 28. Die Connectivzellen mit ihren Ausläufern. HEIDENH.

Fig. 29 u. 30. Zwei Querschnitte durch Connectivzellen nach DELAF. Orange G.

Fig. 31 u. 32. Die Connectivzellen im Längsschnitte. DELAF. und Orange G.

Fig. 33. Eine Connectivzelle, durch Eisenhämatoxylin geschwärzt.

Fig. 34. Die Verbindung zwischen Connectivzelle und Medianzelle. DELAFIELD und Orange G.

Fig. 35. Verdoppelte Medianzelle aus dem Ganglion des hinteren Saugnapfes von *Nephelis*. DELAFIELD und Orange G.

Fig. 36. Dasselbe.

Fig. 37. Ein Längsschnitt durch vier nacheinander folgende Medianzellen mit den Bindegewebsfasern. HEIDENHAIN.

Fig. 38. Eine Medianzelle mit ihren Strahlungen. DELAF. und Orange B.

Fig. 39. Ein Horizontalschnitt durch die Connectivzellen, etwas exzentrisch geführt. HEIDENHAIN.

Fig. 40 u. 45. Die Connectivzelle mit den Ausläufern und dem Bindegewebsnetze nach APÁTHYS Goldmethode.

Fig. 41 u. 42. Zwei Details von verdoppelten Connectivkernen nach HEIDENHAIN.

Fig. 43. Connectivzelle von *Pontobdella*. Es ist nur ein Teil der Struktur in die Figur eingetragen. HEIDENHAIN.

Fig. 44. Das Negativbild der Connectivzelle nach der CAJALschen Silbermethode. Die Querschnitte der Neurofibrillen sind geschwärzt.

Fig. 46. Einige Ganglienzellen nach der Silberbehandlung nach CAJAL.

Fig. 47 u. 48. Die Neurofibrillen in den Ganglienzellen mittels Eisenhämatoxylin geschwärzt.

Fig. 49 u. 50. Artifizielle Netzstrukturen nach Chromsäurebehandlung.

Fig. 51. Ein Flächenanschnitt von Neurilemmscheide. HEIDENH.

(Die histologische Details ausdrückenden Figuren, wo also eine möglichst hohe Vergrößerung angezeigt war, sind sämtlich mittels einer Apochromat-Immersion 2 : 0 ZEISS gezeichnet. Alle Figuren sind nach Präparaten von *Glossiphonia sexoculata* gezeichnet, wo nicht irgend ein andres Material angegeben ist.)

Catenata, eine neue Mesozoengruppe.

Von

Valentin Dogiel.

(Zootomisches Institut der Universität St. Petersburg.)

Mit Tafel XXVI—XXVIII und einer Figur im Text.

Die beiden von mir entdeckten *Haplozoon*-Arten (Zool. Anz. Bd. XXX, 1906) parasitieren im Darm von Polychäten: *H. armatum* — im Darmkanal von *Travisia forbesi* Johnst., *H. lineare* — bei *Clymene* (*Nicomache*) *lumbricalis*.

Die erste dieser Arten habe ich sowohl auf der biologischen Station zu Bergen als auch auf der biologischen Murman-Station in Alexandrovsk (Gouv. Archangelsk) untersucht; die zweite Art, *H. lineare*, habe ich nur an der Murman-Küste angetroffen. Den Leitern dieser Anstalten, Herrn Dr. O. Nordgaard und Herrn Dr S. Awerinzew beeile ich mich, für ihre beständige Liebenswürdigkeit und die Überlassung des Materials meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Bei Bergen konnte inmitten der Schiergaard-Inseln eine sehr günstige Stelle zum Fange von *Travisia* gefunden werden; allerdings erforderte die Fahrt nach diesem Orte (etwa 20 Kilometer von der Stadt) verhältnismäßig viel Zeit, dafür konnte dort aber eine beliebige Menge des erforderlichen Materials erbeutet werden. *Travisia* wurde hier in einer Tiefe von 3—4 Metern, auf sandigem Grunde angetroffen. Noch günstiger gestalteten sich die Bedingungen für den Fang an der Murman-Küste, wo *Travisia* in ungeheuren Mengen und dazu noch in der Flutzone angetroffen wurde. Ich habe Hunderte von Exemplaren dieser Polychäte in der nächsten Nähe der Station auf einer geräumigen, während der Ebbe bloßgelegten Sandbank fangen können.

Auch *Clymene*, der Wirt von *H. lineare*, lebt in einer Entfernung von wenigen Schritten von dem Stationsgebäude in Alexandrovsk, am abschüssigen felsigen Ufer, in Tiefen von 4—5 Metern.

Untersuchungsmethoden. Für die Untersuchung intra vitam wurde ein Teil des Darmes samt den darin enthaltenen Parasiten mit Nadeln in einem Uhrgläschen in etwas Seewasser zerzupft. Die Hälfte der Parasiten löste sich von den Darmwandungen los und fiel auf den Boden des Uhrgläschens, die übrigen blieben an den Darmpartikelchen hängen. Sodann wurden die für die Untersuchung bestimmten Exemplare mit der Pipette auf einen Objektträger übergeführt. Die dem Darm entnommenen *Haplozoon* blieben verschiedentlich lange Zeit am Leben, und zwar in dem Uhrgläschen 5—6 Stunden, auf dem Objektträger dagegen, unter dem Deckgläschen, nur 1—2 Stunden.

Zum Fixieren wurde FLEMMINGsches Gemisch (in schwacher Lösung), Sublimat mit Essigsäure und die Mischung von CARNOIS (Alcoh. absol. — 75 Teile, Eisessigsäure — 25 Teile) verwendet. Für Totalpräparate erwiesen sich das FLEMMINGsche Gemisch und die Flüssigkeit von CARNOIS als die geeignetsten, indem sie die äußere Gestalt der Parasiten am besten konservierten; für Schnittserien zog ich Sublimat mit Essigsäure vor, da sich nach dieser Fixierungsmethode die Färbung mit Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN am besten anwenden läßt. Die mit FLEMMINGschem Gemisch fixierten Totalpräparate wurden mit Safranin, seltener mit Pikrokarmin gefärbt, während nach der Behandlung mit der Flüssigkeit von CARNOIS Hämalaun die besten Resultate ergab. Safranin läßt das Plasma fast gänzlich ungefärbt, und gibt dabei außerordentlich scharfe Bilder aller Chromatinelemente der Kerne.

Es muß hervorgehoben werden, daß sich die einzelnen Bestandteile des Kernes von *Haplozoon* sehr wählerisch in bezug auf die verschiedenen Farbstoffe zeigen; an einem Präparate allein kann man sich kein klares Bild von dem Kern machen: man muß zu diesem Zweck die verschiedenen Bilder kombinieren, welche sich bei der Färbung mit Safranin, Pikrokarmin und Eisenhämatoxylin ergeben.

Für die Färbung von Schnitten diente, wie bereits bemerkt, fast ausschließlich HEIDENHAINsches Eisenhämatoxylin.

Haplozoon armatum mihi.

Das häufige Vorkommen dieses Parasiten macht denselben zu einem äußerst passenden Untersuchungsobjekt. Man kann wohl sagen, daß 99 % aller *Travisia forbesi* von ihm befallen sind. Sowohl in Bergen, als auch an der Murman-Küste fand ich in jedem daraufhin untersuchten Exemplare von *Travisia* zahlreiche *Haplozoon armatum*.

Die Parasiten finden sich jedoch nicht auf dem gesamten Verlauf

des Darmes. Von der Stelle angefangen, wo die beiden sackförmigen lateralen Drüsen in den Oesophagus münden, sind die Wandungen des vorderen Drittels des Darmes dicht mit *Haplozoon* besetzt. Weiter nach hinten zu verschwinden sie, und ihre Stelle nehmen andre Parasiten ein, wie Gregarinen der Gattung *Selenidium*, Infusorien und andre mehr. Die *Haplozoon* sind mit ihrem Vorderende an dem Darmepithel befestigt, während ihr Hinterende, wie bei den Gregarinen, frei in das Darmlumen hereinragt. Die größte Menge von Parasiten findet sich in der Tiefe der von dem Darmepithel gebildeten unregelmäßigen Falten. Nur selten enthalten die *Travisia* eine nur geringe Zahl dieses Parasiten; in den meisten Fällen sind die Darmwandungen von Dutzenden, ja Hunderten desselben besetzt. Letzterer Umstand steht, wie wir sehen werden, mit der stark verbreiteten Autoinfektion im Zusammenhang.

Junge, einzellige Stadien. Die allerfrühesten Entwicklungsstadien von *Haplozoon* erinnern ihrem Aussehen nach durchaus an irgendwelche Protozoen, z. B. an Gregarinen. Der ganze Körper des Tieres stellt eine einzige Zelle dar; dieselbe ist im Durchschnitt rund, in ihrer Mitte etwas verdickt, an beiden Enden etwas zugespitzt (Fig. 1). Mit dem einen seiner spitzen Enden, dem vorderen, oder dem Kopfende, wie ich es nennen will, dringt *Haplozoon* in das Darmepithel ein. Das Kopfende bildet dabei einen Eindruck in dem Epithel, so daß der vordere Teil des Parasiten gleichsam in der Darmwand versenkt erscheint. Außerdem gehen aber von dem Kopfende kompliziert gebaute Befestigungsorgane aus, welche das Darmepithel durchdringen. Diese Organe werden wir bei der Beschreibung der weiteren Wachstumsstadien von *Haplozoon* kennen lernen. Das vordere Drittel des Körpers besteht aus durchsichtigem, fast homogenem Plasma und besitzt die Fähigkeit sich zu kontrahieren und nach verschiedenen Seiten zu krümmen. Die beiden hinteren Drittel des Körpers dagegen sind mit feinsten Körnchen angefüllt und erscheinen infolgedessen nicht so durchsichtig und viel dunkler; auch sind sie vollständig unbeweglich. Der ganze Körper ist von einer dünnen Cuticula umkleidet, welche bisweilen kleine Vorsprünge aufweist.

Die Mitte der Zelle wird von dem ovalen, in der Längsrichtung der Körperachse ausgezogenen großen Kern eingenommen, welcher in dem körnigen Plasma eingebettet als ein durchsichtiger Fleck erscheint. Der Kern besitzt keine scharfen Umrisse. Der Kern der einzelligen *Haplozoon* wird von den verschiedenen Kernfärbemitteln nur sehr

schwach gefärbt. Er ist fortwährend in der Teilung begriffen. Das Chromatin ist in außerordentlich zahlreichen feinsten Fädchen — den Chromosomen — konzentriert. Ein jeder Chromosomfaden besteht wiederum aus einer Anzahl in einer Reihe angeordneter Chromatinkörnchen von verschiedener Größe. Aus diesem Grunde nimmt der Kern häufig ein feinkörniges Aussehen an. Die Chromosomen verschlingen sich untereinander zu einer filzartigen Masse, doch fällt die Richtung der meisten dieser Fäden mit der Längsachse des Kernes zusammen, wodurch der Beginn der Teilung ausgedrückt ist. Überhaupt erinnern die Chromatinelemente im Kern des einzelligen *Haplozoon* an den Kern einiger Peridinea, wie z. B. an denjenigen von *Ceratium*. An irgend einer Stelle des Kernes, und zwar meist an dessen Peripherie, liegt ein ziemlich großes Kernkörperchen; dasselbe färbt sich nur schwach mit Safranin und bleibt oft kaum bemerkbar.

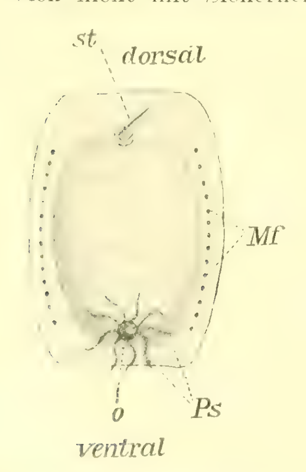
Wachstumsstadien. Aus der oben beschriebenen einzelligen Form gehen durch Wachstum und allmähliche Differenzierung die mehrzelligen *Haplozoon* hervor, welche bei der Untersuchung des Darmes zuerst in die Augen fallen. Die Umwandlung beginnt damit, daß das einzellige Tier in die Länge wächst und von zwei Seiten komprimiert wird. Infolge dieser Veränderung seiner Gestalt legt sich das *Haplozoon* nunmehr unter dem Deckglase stets auf eine seiner beiden flachen Seiten. An dem vorderen Ende, dem Kopfende des Körpers, bemerkt man Befestigungsorgane von zweierlei Art. Näher zu einer der Schmalkanten des Körpers liegt in dem Plasma des Kopfendes ein ziemlich langer dünner Stachel, das Stilett. Dieses Stilett ist an seinem Ende zugespitzt und äußerst beweglich; man kann beobachten, wie das Stilett bald weit aus dem Körper des Tieres vorgestreckt (Fig. 1 u. 2), bald in das Innere desselben zurückgezogen wird, wobei es als dünnes Stäbchen durchscheint. Das Stilett wird nicht direkt in das Plasma zurückgezogen, sondern in ein Futteral, oder eine Scheide, welche durch die in das Plasma eingestülpte Cuticula gebildet wird. Das Stilett selbst besteht aus einer feinen axialen Nadel, welche außen von einer dünnen cuticulären Hülle, offenbar einer Fortsetzung der cuticulären Körperhülle, umkleidet wird. Ich kann mich nicht mit Sicherheit darüber aussprechen, ob die Achsennadel an der Spitze des Stilettes frei nach außen vorragt, oder ob dieselbe allseitig von der Cuticula umgeben ist; das erste erscheint mir jedoch wahrscheinlicher. Das Stilett ist von fester Beschaffenheit; dies läßt sich schon daraus erkennen, daß dasselbe immer gerade bleibt, sich nie biegt und seine Gestalt

niemals verändert. Das Herausstrecken und Einziehen des Stilettes durch das Tier erfolgt sehr häufig, mehrere Male in einer Minute. Schon bei den allerjüngsten, noch einzelligen *Haplozoon* ist ein Stilett zu sehen. Während des Wachstums des Parasiten nimmt das Stilett kaum an Größe zu, so daß das Verhältnis seiner Länge zu der gesamten Körperlänge sich mit zunehmendem Wachstum des Tieres beträchtlich verändert.

Näher zur andern Schmalkante des Körpers hin tritt der andre Befestigungsapparat aus dem Kopfende zutage. Hier ist die allgemeine Cuticula durchbrochen und bildet eine kleine runde Öffnung. Aus dieser letzteren ragt ein Büschel dünner und langer Fortsätze nach außen, welche ihren Eigenschaften nach am passendsten als Pseudopodien zu bezeichnen sind (Fig. 19). Da die Tiere vermittels ihrer Pseudopodien in das Darmepithel eindringen, so reißen dieselben, wenn man den Parasiten von der Darmwand ablöst, meistens ab, so daß es recht schwer ist, über deren wahre Zahl zu urteilen. Ich kann nur sagen, daß ich bei erfolgreich abgelösten Exemplaren bis zu zwölf Pseudopodien gezählt habe. Wie ich bereits erwähnt habe, stellen die Pseudopodien dünne und sehr zarte Fäden dar, welche sich im Wasser leicht krümmen und noch eine besondere zitternde Bewegung an den Tag legen; diese Bewegung erinnert sehr an das Vibrieren der Geißeln einiger Peridineen, weshalb ich diese Pseudopodien in meiner vorläufigen Mitteilung auch als »geißelartige Fäden« bezeichnet habe. Die Pseudopodienfäden vermögen sich langsam zu kontrahieren, indem sie sich nach dem Körper des Tieres zurückziehen; schließlich verwandelt sich eine jede Pseudopodie in einen kurzen keulenförmigen, plasmatischen Fortsatz, welcher aus der Öffnung in der Cuticula hervorragt. Bei dem Zurückziehen der Pseudopodie rundet sich deren Spitze bisweilen in Gestalt eines kleinen plasmatischen Tröpfchens ab; ebensolche Tröpfchen können auch in dem übrigen Verlauf der Pseudopodie auftreten, wobei sie derselben ein rosenkranzförmiges Aussehen verleihen (Fig. 20). Eine solche Erscheinung kann man sowohl an den Pseudopodien der Rhizopoden, wie auch an den Geißeln der Peridinea beobachten, namentlich während des Absterbens dieser letzteren. Die Pseudopodien können augenscheinlich auch ganz in das Innere des *Haplozoon*-Körpers eingezogen werden, ohne irgendwelche Spur von sich zurückzulassen. Die eingezogenen Pseudopodien können wieder von neuem ausgestreckt werden; ich habe beobachten können, wie ein kurzer, keulenförmiger Fortsatz des Plasma sich zu einem dünnen Pseudopodienfaden auszog. Da das Stilett an der einen, die Pseudopodien an

der andern schmalen Kante des Körpers angebracht sind, lassen sich diese beiden Kanten an dem Tiere deutlich unterscheiden. Diejenige schmale Kante, welcher das Stilett zunächst liegt, werde ich (ganz willkürlich) als die Rückenkante, diejenige hingegen, in deren Nähe die Pseudopodien ausgestreckt werden, als die Bauchkante bezeichnen. Die Vorderfläche des Kopfendes selbst ist etwas eingestülpt, und zwar ist diese Einstülpung in der Nähe der Bauchseite am tiefsten (Fig. 24 u. 25); auf dem Grund dieser Einstülpung liegt die Öffnung, welche zum Austritt der Pseudopodien dient (Fig. 24). Die komprimierten Seitenkanten stellen die rechte und die linke Körperseite des Tieres dar. Die bilaterale Symmetrie, welche bei den kleinsten einzelligen Stadien kaum bemerkbar ist, tritt demnach bei fortschreitendem Wachstum sehr deutlich zutage.

Außer dem Stilett und den Pseudopodien differenzieren sich an dem Vorderende von *Haplozoon* auch noch contractile Muskelfasern, durch welche die Bewegung des Tieres bedingt wird. Diese Muskelfasern sind an den Seiten des Stiletts und der Pseudopodien in Gestalt zweier Reihen dünner Fädchen angeordnet, welche den flachen, lateralen Seiten des Körpers anliegen (Fig. 24 u. 25). Die Vorderenden der Fäserchen sind an dem vordersten Ende des Körpers an der hier verdickten Cuticula befestigt; hinten enden die Fasern ganz am Anfange des zweiten Körperdrittels, da wo das Plasma einen körnigen Charakter annimmt. Ob die Fibrillen sich auch hier an der Cuticula befestigen, oder ob sie mit ihren Enden direkt im Plasma liegen, läßt sich nicht mit Sicherheit feststellen. Es erscheint wahrscheinlicher, daß die contractilen Fasern hinten direkt in dem Plasma beginnen, welches an dieser Stelle stärker färbbar ist als im übrigen Körper. Das gegenseitige Verhältnis des Stilettes, der Pseudopodien und der Muskelfasern läßt sich am besten aus der nebenstehenden Textfigur ersehen, auf welcher die dem Beschauer zugewandte vordere Fläche der Kopfzelle von *Haplozoon* abgebildet ist. Die Zeichnung ist stark schematisiert. Da alle contractilen Elemente am vorderen Drittel des *Haplozoon*-Körpers konzentriert liegen, so ist nur dieser Teil des Körpers zu Bewegungen und zur Gestaltsveränderung befähigt. Der gesamte hintere, den Kern umschließende Körperabschnitt



bleibt gänzlich unbeweglich. Die Bewegungen des vorderen Körperendes bestehen außer dem bereits beschriebenen Hervorstrecken des Stilettes und der Pseudopodien ferner noch in abwechselndem Verkürzen und wieder Ausstrecken des Kopfabschnittes und in dessen Biegungen nach verschiedenen Seiten: derselbe kann sich nach der Seite, nach der Bauchfläche und in geringerem Maße auch nach der Rückenfläche hin bewegen. Alle diese Bewegungen werden, wie man sich leicht vorstellen kann, durch Kontraktion der Muskelfasern bedingt: bei der gleichzeitigen Kontraktion beider Faserreihen wird der ganze Kopfabschnitt eingezogen und verkürzt, bei der Kontraktion nur einer Reihe biegt sich der Körper zur Seite usw. An den Umbiegungsstellen bildet die den Körper umhüllende Cuticula zahlreiche Falten (Fig. 1 u. 6). Zu irgendwelcher Vorwärtsbewegung ist ein von der Darmwand losgelöstes *Haplozoon* in keiner Weise befähigt.

Bei dem fortschreitenden Wachstum des Tieres zieht sich der Kern, welcher schon vorher eine ovale Gestalt besaß, noch mehr in die Länge und teilt sich schließlich in zwei Tochterkerne. Hierauf erfolgt auch eine Teilung des ganzen Körpers in zwei Zellen. Diese Teilung beginnt damit, daß auf der Rückenseite des *Haplozoon*, etwas hinter seiner Mitte, eine seichte Furche auftritt: diese Furche wird allmählich immer tiefer und tiefer und schnürt den Körper in zwei Teile. Von Interesse ist der Umstand, daß die Furche den *Haplozoon*-Körper nicht direkt in der Querrichtung durchschneidet, sondern stets etwas schräg nach vorn verläuft (Fig. 10), d. h. den Körper in einer schrägen Ebene trifft.

Diese Ebene bildet mit der Vorderfläche des Kopfendes einen Winkel von etwa 45°. Infolge einer solchen Teilungsweise steht die Grenze zwischen den beiden ersten Zellen an der Rückenseite stets etwas weiter von dem vorderen Körperende ab, als an der Bauchfläche (Fig. 10). Die vordere Zelle oder Kopfzelle, wie ich dieselbe nennen will, enthält alle Organe der Befestigung (Pseudopodien, Stilett) und der Bewegung (Muskelfibrillen), während die hintere Zelle dieselben entbehrt und aus diesem Grunde gänzlich unbeweglich erscheint. Beide Zellen sind von einer gemeinsamen Cuticula umhüllt; die Scheidewand zwischen beiden Zellen tritt besonders deutlich bei dem Absterben der Tiere hervor, wobei das Plasma sich von den Wandungen ablöst (Fig. 3). Die weitere Entwicklung, wie das Wachstum des *Haplozoon*, erfolgt durch Kombination zweier Prozesse: 1) durch Abtrennung immer neuer Zellelemente von der Kopfzelle nach hinten zu und 2) durch Teilung dieser Abkömmlinge der Kopfzelle.

Das Wachstum des Parasiten und die Vermehrung seiner Zellen

dauert ununterbrochen während seines ganzen Lebens an. Unmittelbar nach der Abtrennung einer Zelle, wodurch ein zweizelliger Organismus gebildet wurde, beginnt der Kern der Kopfzelle sich sofort wieder in die Länge zu ziehen und sich zu teilen, worauf die Kopfzelle selbst in eine vordere und eine hintere Hälfte abgegrenzt wird. Diese Teilung erfolgt durchaus in der gleichen Weise wie die erste Teilung, und zwar in derselben Ebene, so daß die Scheidewand zwischen der Kopfzelle und deren zweitem Produkt der Scheidewand der ersten Teilung parallel verläuft. Auf die zweite Teilung folgt die dritte, vierte usw. Das Resultat aller dieser Teilungen würde ein Organismus sein, welcher aus einer Reihe, durch schiefe, einander parallel verlaufende Zwischenwände getrennter Zellen bestünde. Allein der Bau des Tieres wird durch den Umstand bedeutend kompliziert, daß gleichzeitig mit der Abtrennung einer jeden neuen Tochterzelle von der Kopfzelle alle bereits vorhandenen Zellen des Körpers ebenfalls eine Zweiteilung erfahren. Dabei teilt sich ein jedes Produkt der Kopfzelle etwa senkrecht zur ersten Teilungsebene, durch welche diese Zelle von der Kopfzelle abgegrenzt wurde. Infolge der Kombination der beiden erwähnten Prozesse folgt auf das zweizellige Stadium unmittelbar ein vierzelliges (Fig. 5), auf das vierzellige ein achtzelliges, ferner ein sechzehnzelliges usw. Aus wieviel Zellen das Tier auch bestehen mag, ist es doch stets, infolge der oben angegebenen Eigentümlichkeiten der Teilung, nach ein und demselben Typus gebaut: vorn liegt die Kopfzelle, hinter welcher deren Produkte in schrägen Reihen angeordnet liegen; die erste Reihe besteht aus einer Zelle, und jede nachfolgende Reihe enthält doppelt so viele Zellen wie die vorhergehende, d. h. in der zweiten Reihe liegen zwei Zellen, in der dritten vier, in der vierten 8 Zellen usw. (Fig. 6). Die Zellen einer jeden schrägen Reihe stammen von einer Mutterzelle ab, welche sich früher einmal von der Kopfzelle abgetrennt hat. Da alle Teilungen der Produkte der Kopfzelle in einer Ebene vor sich gehen, so nimmt der Körper des Tieres die Gestalt eines dünnen Blattes oder eines Plättchens an, welches aus nur einer Schicht von Zellen besteht. Das vordere Ende des Plättchens ist verschmälert, das hintere Ende dagegen, wo die schrägen Reihen aus einer größeren Anzahl von Zellen bestehen, wird allmählich immer breiter.

In vorstehendem ist das allgemeine Schema des Baues von *Haplozoon* beschrieben worden; es muß jedoch bemerkt werden, daß solche Exemplare, welche in bezug auf die gleichmäßige Vergrößerung der Zellenzahl in den schrägen Reihen diesem Schema genau entsprechen,

ziemlich selten angetroffen werden; für gewöhnlich fehlen in den hintersten Reihen stets einige Zellen, d. h. diese Reihen enthalten nicht die volle Anzahl; so ist z. B. auf der Fig. 8 zu sehen, daß in der letzten Reihe statt der erforderlichen 16 Zellen bloß vier vorhanden sind, auf Fig. 7 statt acht Zellen nur zwei usw. Eine solche Beeinträchtigung des mathematisch regulären Baues wird vor allem dadurch bedingt, daß sich von dem Hinterende des *Haplozoon* periodisch Geschlechtszellen ablösen, welche zur Fortpflanzung des Tieres dienen.

Schon bei jungen, aus nur acht Zellen bestehenden Exemplaren kann man einen Unterschied zwischen den Zellen des vorderen und des hinteren Körperendes bemerken; bei großen Individuen ist aber dieser Unterschied sehr auffallend, indem deren Hinterende, im Gegensatz zu dem hellen Vorderende, sehr dunkel und undurchsichtig erscheint (Fig. 8 u. 9). Diese Erscheinung wird dadurch bedingt, daß die Zellen, je mehr sie dem Hinterende genähert sind, um so reicher an körnigen Einschlüssen werden. Das Plasma der Kopfzelle enthält, wie bereits erwähnt worden ist, nur in deren hinteren Hälfte feine Körnchen. In allen darauffolgenden Zellen ist das Plasma durchweg körnig; allein in den Zellen des vorderen Körperendes sind die Körnheen sehr klein und liegen verhältnismäßig spärlich im Plasma zerstreut; im Gegensatz hierzu sind die Zellen in den ein bis drei letzten Reihen mit viel größeren, runden und glänzenden Körnchen dicht angefüllt. Diese Einschlüsse erinnern an die Paraglykogenkörner gewisser Gregarinen, doch ergab die Reaktion auf Schwefelsäure und Jod in dieser Hinsicht keine positiven Resultate.

Diese Zellen erscheinen bei durchfallendem Lichte ganz dunkel, fast schwarz, und nur die Kerne heben sich in Gestalt von durchsichtigen Flecken ab. Die Körner stellen, meiner Ansicht nach, Anhäufungen von Reservenährmaterial dar. Außer diesem einen Merkmal, der Anhäufung von Nahrungskörnern im Plasma, zeigen die in der Loslösung von dem Körper des Tieres begriffenen Geschlechtszellen auch noch einen andern Unterschied von den übrigen Zellen, indem sie sehr häufig bedeutend größer sind; dieses letztere Merkmal kann jedoch nicht als eine ständige Erscheinung bezeichnet werden.

Als ein weiteres charakteristisches Merkmal der Fortpflanzungszellen kann das Vorhandensein von mehreren Kernen in denselben dienen. In den hinteren Zellen geht die Teilung des Kernes rascher vor sich als diejenige des Plasma, so daß eine jede dunkelkörnige Fortpflanzungszelle zwei, bisweilen sogar vier kleine Kerne in sich enthält. Von Zeit zu Zeit reißen sich die hinteren Zellen von

Haplozoon, nachdem sie vier Kerne erhalten haben, von dem Körper des Tieres los und fallen in das Lumen des Darmes des Wirtstieres. Die Fortpflanzungszellen lösen sich stets paarweise ab (Fig. 18); bisweilen lösen sich auch zwei Paare gleichzeitig ab, doch muß jedenfalls die Zahl der sich loslösenden Zellen stets eine paarige sein.

Die Fig. 9 zeigt uns den Moment, wo vier Fortpflanzungszellen sich bereits von dem Körper abgesondert haben, aber mit demselben noch in Verbindung stehen, und zwar offenbar durch die gemeinsame oberflächliche Cuticula. Die sich loslösenden Zellen werden von einer eignen Cuticula umgeben (Cyste ?) und gelangen mit den Faeces aus dem Darm der *Travisia* nach außen in das Seewasser. Die fernere Entwicklung der Fortpflanzungszellen habe ich nicht verfolgen können, indem diese letzteren in den Uhrgläschen mit Seewasser nach kurzer Zeit zugrunde gingen. Ich kann nur angeben, daß die Kernteilung in diesen Zellen noch fortdauert, da ich Zellen mit vier in der Teilung begriffenen Kernen beobachtet habe.

Die Loslösung der Fortpflanzungszellen beginnt auf verschiedenen Wachstumsstadien von *Haplozoon* und erfolgt mit äußerst variabler Geschwindigkeit. Das Tier ist schon auf dem achtzelligen Stadium befähigt, Fortpflanzungselemente von sich abzustoßen, wobei das erste Paar von Fortpflanzungszellen sich von der aus vier Zellen bestehenden dritten und letzten Reihe ablöst, so daß die Zahl der Zellen des Tierkörpers auf sechs reduziert wird. Das Losreißen der hinteren Zellen erfolgt jedoch recht häufig erst später, so daß man noch ganz vollständige 16zellige Exemplare von *Haplozoon* antreffen kann. Außerdem geht das Anwachsen des Tieres am Vorderende durch fortwährende Teilung der Kopfzelle gewöhnlich in viel rascherem Tempo vor sich, als das Sichlosreißen der Fortpflanzungselemente. Infolgedessen kann man trotz der Loslösung der hinteren Zellen nicht selten Exemplare antreffen, welche aus 50—60 und noch mehr Zellen bestehen (Fig. 11). Solche Individuen lassen sich selbst mit unbewaffnetem Auge leicht unterscheiden. Die Mehrzahl der im Darm angetroffenen *Haplozoon* besteht jedoch aus nicht mehr als etwa 10—20—30 Zellen. Man wird demnach sagen können, daß das Tier bis zu dem achtzelligen Stadium ausschließlich wächst, während es von diesem Stadium angefangen, nicht nur fortfährt an Größe zuzunehmen, sondern auch noch beginnt, sich durch Loslösung der hinteren Zellen fortzupflanzen. Über die Bedeutung der Fortpflanzungszellen wird etwas später die Rede sein. Was die Dimensionen von *H. armatum* betrifft, so besitzt dessen einzelliges Stadium 35—40 μ Länge; mit der Zunahme der Zahl von Zellen

wächst auch die Körperlänge und erreicht bei den größten mir zu Gesicht gekommenen Individuen 300 μ. Die regelmäßige Zusammensetzung des *Haplozoon*-Körpers aus einer Kopfzelle und auf diese folgenden schrägen Zellreihen, wie er auf der schematisierten Zeichnung (Fig. 10) so leicht zu erkennen ist, erscheint bei einigen Exemplaren dieses Parasiten in bedeutendem Maße verwischt.

Den Grund hierfür gibt vor allem der oben erwähnte Umstand ab, daß die hintersten Zellenreihen fast immer unvollständig sind (wie dies auch aus der Fig. 10 zu ersehen ist): ein größerer oder geringerer Teil der diese Reihen zusammensetzenden Elemente hat sich bereits in Gestalt von Fortpflanzungszellen von dem Körper des Tieres abgelöst. Außerdem übertreffen die zur Abtrennung bereiten hinteren Zellen der letzten Reihen die übrigen Zellen dieser Reihen beträchtlich an Größe; indem sie größer werden, üben sie einen Druck auf die vorangehenden Zellen aus und werden selbst etwas aus ihrer normalen Lage gedrängt. Infolge derartiger Lageveränderungen entstehen dann Bilder, wie wir sie etwa auf Fig. 12 abgebildet sehen, wo das Körperende von *Haplozoon* verdoppelt erscheint, gleichsam aus zwei in einem Niveau liegenden Paaren von großen Zellen bestehend. In Wirklichkeit stellen die Zellen $c' c''$ die letzten, stark angewachsenen Zellen der vierzelligen dritten Reihe dar, während die Zellen $d' d''$ den letzten Überrest der früher aus acht Zellen zusammengesetzten vierten Reihe repräsentieren; sechs Zellen dieser Reihe haben sich bereits in Gestalt von Fortpflanzungselementen von dem Körper des Tieres losgelöst.

Ferner findet man bisweilen (und zwar durchaus nicht selten) Exemplare, welche stark in die Länge ausgezogen sind. Bei diesen sind auch die Zellen selbst von etwas mehr langgestreckter Gestalt, und die schrägen Zellreihen sind unter einem solchen Winkel angeordnet (Fig. 13), daß sie fast mit der Längsachse des Tieres übereinstimmen. Hieraus resultiert eine scheinbar einreihige Anordnung des betreffenden Exemplares, wobei dasselbe gleichsam aus einer einfachen Kette von Zellen besteht, welche in einer geraden Linie hintereinander liegen. In Wirklichkeit jedoch gehören im gegebenen Fall z. B. (Fig. 13) die Zellen $b_1 b_2$ der zweiten schrägen Reihe, die Zellen $c_1 c_4$ dagegen der vierzelligen dritten Reihe an; die dritte Reihe kommt jedoch infolge starker Auseinanderstreckung in der Längsachse in einer Linie mit der zweiten Reihe zu liegen und scheint deren direkte Fortsetzung zu bilden. Derartige scheinbar einreihige Exemplare erinnern stark an die andre Art derselben Gattung, *Haplozoon lineare*.

von welcher weiter unten die Rede sein wird, und welche in der Tat aus einer einreihigen Zellkette besteht.

Überhaupt trifft man bei *Haplozoon* außer mittleren, am häufigsten vorkommenden Formen, auch noch Abweichungen in zwei Richtungen an: 1) zu den obenerwähnten langen, »langgestreckten« Individuen, und 2) umgekehrt zur Bildung kürzerer Exemplare, deren Zellen eher in die Breite statt in die Länge ausgezogen sind; solche Individuen können mit dem Ausdruck »gedrungen« bezeichnet werden. Besser als durch Worte werden diese Varietäten durch die Fig. 8 (Taf. XXVI) und Fig. 27 (Taf. XXVII) charakterisiert; beide hier abgebildeten Exemplare bestehen annähernd aus der gleichen Anzahl von Zellen, allein der allgemeine Habitus des »langgestreckten« Exemplares (Fig. 8) unterscheidet sich recht beträchtlich von dem Habitus des »gedrungenen« Tieres (Fig. 27); der gedrungene Bau ist bisweilen noch deutlicher ausgesprochen als dies auf unsrer Abbildung der Fall ist. Zwischen diesen beiden Extremen gibt es noch zahlreiche und allmähliche Übergänge; eine dieser am häufigsten vorkommenden Mittelformen habe ich zum Vergleiche in der Fig. 9 abgebildet.

Es ist von Interesse, daß die Gestalt des Tieres — ob langgestreckt, ob gedrungen — in bedeutendem Maße von dem Fundorte des *Haplozoon* im Darm abhängt, und daß die Entstehung dieser oder jener Form durch rein mechanische Ursachen erklärt werden kann. Die gedrungenen Exemplare finden sich, zusammen mit Individuen von intermediärer Gestalt, in dem Darmkanal selbst der *Travisia*; die »langgestreckten« Individuen hingegen kommen ausschließlich in den zwei drüsigen, in den Oesophagus der Annelide ausmündenden Säcken vor. In diesen bereits oben erwähnten Taschen kann man stets eine nur sehr beschränkte Anzahl von Parasiten (zwei bis fünf) antreffen, dafür bestehen alle hier gefundenen Exemplare von *Haplozoon* aus einer sehr großen Anzahl von Zellen und zeichnen sich durch ihre langgestreckte Gestalt aus. Meiner Ansicht nach läßt sich der gedrungene Bau der im Darme selbst vorkommenden Parasiten durch das Bestreben erklären, dem starken Strom von Wasser und Nahrung entgegen zu wirken, welcher fortwährend durch den Darmkanal hindurchgeht; dieser Strom wird teilweise durch die Kontraktionen der Darmwandungen verursacht, teilweise aber durch die energischen Flimmerbewegungen der Wimpern des Darmepithels bedingt. In die Länge ausgezogene und weit in das Darmlumen vorragende Individuen riskieren stets von dem Nahrungsstrom von ihrer Befestigungsstelle losgerissen zu werden; außerdem droht ihnen beständig die Gefahr, durch Reibung an festen Nahrungs-

partikelchen zerrissen oder sonst beschädigt zu werden, und dies um so mehr, als die *Travisia* Meeressand mit kleinen Steinchen, scharfkantigen Stückchen von Muschelschalen und dergleichen verschluckt und ihren Darm damit anfüllt. Viel mehr Aussicht unbeschädigt zu bleiben, haben unter solchen Umständen gedrungen gebaute, breite, aber dabei kurze Exemplare, welche sich eng an die Darmwände anschließen und nicht in das Darmlumen hereinragen. Eben diese Lebensbedingungen erklären uns auch das spärliche Vorkommen von Individuen, welche aus einer großen Zahl von Zellen (50—60 und mehr) bestehen, im Darmkanale selbst. Die Zunahme der Zellenzahl hat eine Vergrößerung der Länge des ganzen Tieres zur Folge, und nach der Erreichung einer gewissen Größe dieses letzteren werden dessen letzte Zellen, welche im Begriff stehen sich zu Elementen der Fortpflanzung zu verwandeln, auf rein mechanischem Wege von dem Körper des Tieres losgerissen und mit den Excrementen des Wirtes zusammen nach außen befördert.

In den Seitentaschen des Oesophagus sind die Existenzbedingungen ganz beträchtlich verschieden von den soeben geschilderten. Die Nahrung gelangt überhaupt nicht in diese Taschen; außerdem geht das Flimmern des Wimperepithels, mit welchem die Wandungen dieser Taschen allerdings ausgekleidet sind, dennoch viel langsamer und schwächer vonstatten, als in dem Darme selbst, wovon man sich leicht durch unmittelbare Beobachtung unter dem Mikroskop überzeugen kann. Der Einfluß, welchen diese Umstände auf die Gestalt des Tierkörpers ausüben müssen, läßt sich unschwer erraten.

Dem Wachstum in die Länge steht innerhalb der Taschen nichts im Wege, da für den Parasiten keinerlei Gefahr vorliegt, von den Darmwandungen losgerissen zu werden. Außerdem lösen sich die hinteren Zellen des Körpers, aus denen Fortpflanzungselemente hervorgehen, in den Taschen, wo kein starker Strom vorhanden ist, höchstwahrscheinlich viel später ab, als in dem Darm selbst, und zwar erst dann, wenn dieselben ganz reif zur Loslösung sind. Infolgedessen wird die Körperlänge der in den Oesophagustaschen lebenden Parasiten eine viel beträchtlichere werden, und auch die Zahl der in ihnen enthaltenen Zellen wächst in ganz beträchtlichem Maße; so ist z. B. das auf Fig. 11 abgebildete 56 zellige Exemplar den Seitentaschen des Oesophagus von *Travisia* entnommen worden.

Außer den oben beschriebenen, mehr oder weniger normalen Abweichungen kann man hier und da auch Mißbildungen antreffen, welche in einer unregelmäßigen Anordnung der schrägen Zellreihen bestehen.

Ein solches mißbildetes Exemplar ist in der Fig. 14 abgebildet; in dem gegebenen Fall ist die letzte Zellreihe unter einem andern Winkel zur Längsachse des Körpers angeordnet, als alle übrigen schrägen Reihen, von welchen diese letzte Reihe in Gestalt eines besonderen schwanzartigen Anhanges absteht.

Alle angeführten Varietäten unsres Parasiten zeichnen sich durch die Fähigkeit aus, bei dem Absterben sehr leicht in einzelne Zellen oder Zellhäufchen zu zerfallen — ein Prozeß, welcher nichts mit der Fortpflanzung durch die periodisch sich ablösenden hinteren Zellen zu tun hat. Der Vorgang geht in der Weise vor sich, daß das *Haplozoon*, nachdem es 2—3 Stunden unter dem Deckgläschen gelegen hat, unbeweglich wird, das Hervorstrecken seines Stilettes einstellt und schließlich allmählich in seine einzelnen Zellen zerfällt, von welchen jede einzelne sich mit einer eignen Hülle umkleidet. Hierauf wird auch der Inhalt der Zellen trüb und gelblich, worauf die Zellen zugrunde gehen. Dabei sind es meist die Zellen des vorderen Körperendes, welche zuerst ihr normales Aussehen verlieren und schließlich zerfallen, während nach dem Hinterende des Körpers zu die Lebensfähigkeit der Zellen eine größere ist. Bei dem Prozeß des Absterbens sind nachstehende bemerkenswerte Einzelheiten zu notieren: 1) das leichte Zerfallen in einzelne Zellen weist auf den relativ geringen Zusammenhang der Zellen des Körpers untereinander hin. Eine ähnliche Erscheinung sehen wir auch im Körper der meisten übrigen niederen Vertreter von mehrzelligen Organismen, welche zu den Mesozoa gestellt werden. In bezug auf die Dicyemidae ist von van Beneden [1, S. 1167 bis 1168] auf diesen Umstand hingewiesen worden; bei den Orthonectidae lösen sich die Zellen des Ectoderms bei dem Männchen leicht bei dem Austritt der Spermatozoen von dem Körper des Tieres ab [Julin 20, S. 13]. Was endlich *Salinella* betrifft, so wird deren Fähigkeit, in einzelne Zellen zu zerfallen, von Frenzel [18, S. 90] ausdrücklich betont. Frenzel legt dieser Erscheinung sogar eine wichtige Bedeutung bei, indem er vermutet, daß dieselbe auf eine Abstammung der *Salinella* von Kolonien von ciliaten Infusorien hindeutet. Trotzdem ich einen kolonialen Ursprung für *Haplozoon* verwerfe und andre, mit der Fortpflanzung dieses Tieres im Zusammenhang stehende Umstände als die Ursache seines leichten Zerfalles ansehe (wovon später die Rede sein wird), will ich doch auf diese allen mehr primitiv organisierten mehrzelligen Tieren gemeinsame Erscheinung hingewiesen haben. 2) Die längere Lebensdauer der nach dem Hinterende des Körpers zu gelegenen Zellen läßt sich dadurch erklären, daß in der gleichen Richtung

auch die Differenzierung der Zellen in Elemente der Fortpflanzung vor sich geht, wobei diese letzteren sich späterhin selbst von dem mütterlichen Körper ablösen und zu einem selbständigen Leben fähig sind; je näher daher eine Zelle dem Hinterende des Körpers liegt, desto stärker ist auch die Fähigkeit zu einem selbständigen Leben ausgesprochen. 3) Der Umstand, daß nach dem Zerfallen des Tieres in seine einzelnen Zellen die Mehrzahl derselben (mit Ausnahme des allervordersten) sich mit einer eignen Hülle umgibt, weist auf eine noch sehr einfache und niedere Stufe der Organisation von *Haplozoon* hin. Die Ausscheidung schützender Hüllen ist eine für recht viele Protozoen charakteristische Eigenschaft. Dabei werden diese Hüllen von den Protozoen sehr häufig unter ganz analogen, ungünstigen Bedingungen abgeschieden, und zwar bei dem Austrocknen, Absterben u. dgl. m. Die größte Ähnlichkeit in dieser Hinsicht mit *Haplozoon* finden wir bei den Peridinea. Diese Protozoen umgeben sich bei den verschiedensten ungünstigen Bedingungen, wie ich selbst zu beobachten Gelegenheit hatte, außerordentlich leicht mit Schutzhüllen.

Außer der Abstoßung der hinteren Zellen habe ich bei *H. armatum* noch eine Art der Fortpflanzung beobachtet, und zwar die Vermehrung durch Knospung. Lange Zeit hindurch hatte mir der Umstand zu denken gegeben, daß ich im Darm von *Travisia*-Exemplaren, welche 10—14 Tage hindurch im Aquarium gelebt hatten, bisweilen plötzlich eine Menge kleiner einzelliger Individuen fand, während die frisch eingefangenen Würmer dergleichen Ausbeute kein einziges derselben aufgewiesen hatten; dabei konnte ich keinerlei Infektion von außen her nachweisen. Endlich erregten einige (allerdings sehr wenige) merkwürdige Exemplare von *Haplozoon* meine Aufmerksamkeit, welche ich erst kurz vor dem Schlusse des Sommers fand. Diese Exemplare stellten mehrere aufeinander folgende Stadien der Knospung dar, welche auf folgende Weise vor sich geht. Zuerst tritt auf der dorsalen Seite der Kopfzelle (und zwar ausschließlich an dieser letzteren) ein kleines Höckerchen auf (Fig. 15). Dieses Höckerchen wird größer und nimmt zunächst die Gestalt eines kegelförmigen, sodann diejenige eines cylindrischen Auswuchses mit abgestumpftem Ende an (Fig. 16). Zu derselben Zeit differenziert sich der Inhalt dieses Auswuchses zu einem durchsichtigen, fast homogenen Plasma, aus welchem das freie Ende des Fortsatzes besteht, und zu einem feinkörnigen Plasma, welches dessen Basis erfüllt. Dieser Fortsatz ist die vordere Hälfte eines jungen, als Knospe aus dem mütterlichen Organismus entstehenden *Haplozoon*.

Die Differenzierung des Plasma entspricht der gleichen Verteilung desselben in der Kopfzelle des mütterlichen Organismus und in dem einzelligen *Haplozoon*, wie dies schon weiter oben beschrieben worden ist.

Schließlich zieht sich der Auswuchs noch mehr in die Länge (Fig. 17), wobei er fast die Länge der im Darm lebenden einzelligen Exemplare erreicht. Um diese Zeit konnte ich bereits selbständige Kontraktionen und Krümmungen des freien Vorderendes der Knospe bemerken; an diesem Ende war eine kleine Vertiefung (die Austrittsstelle der späteren Pseudopodien?) wahrzunehmen, doch waren die Befestigungsorgane, d. h. die Pseudopodien und das Stilett, noch nicht zur Ausbildung gelangt. Die weiteren Stadien sowie die Loslösung der Knospe selbst habe ich nicht beobachten können, allein nach allem zu urteilen, kann man mit großer Wahrscheinlichkeit annehmen, daß nach der Bildung der Pseudopodien und des Stilettes die junge Knospe sich von der Kopfzelle des Muttertieres abtrennt und in dessen Nachbarschaft an dem Darmepithel festsetzt. Vielleicht heftet sich die Knospe jedoch noch vor der Loslösung von dem Mutterkörper mit ihren Pseudopodien an das Darmepithel an und beginnt erst hierauf ihr selbständiges Leben.

Der Umstand, daß ich nur selten in der Knospung begriffene Individuen angetroffen habe, hat seinen Grund vielleicht darin, daß die Knospung bei *Haplozoon* nur in gewissen Perioden erfolgt, oder aber während der Nacht vor sich geht; so geht z. B. die ungeschlechtliche Fortpflanzung vieler Protozoen, der Peridinea (*Ceratium*) u. a. m., ausschließlich zur Nachtzeit vonstatten. Eine Knospung habe ich nur bei kleinen, vier- und achtzelligen Exemplaren beobachtet. Es waren dies jedoch keine jungen Tiere, welche eben erst das vierzellige Stadium erreicht hatten; nach den beträchtlichen Dimensionen der Kopfzelle zu urteilen, waren es alte Individuen, welche in der Knospung begriffen waren, und die Anzahl der Zellen ihres Körpers war nur infolge der raschen Abstoßung der hinteren Fortpflanzungszellen auf vier bzw. auf acht herabgesunken. Die Zahl der zur Beobachtung gelangten Exemplare war leider zu unbedeutend, um eine Regel bezüglich irgendwelcher Abhängigkeit zwischen der Zahl der Zellen des Körpers von *Haplozoon* und dessen Befähigung zur Knospung aufstellen zu können.

Im Zusammenhang mit der Knospung von *Haplozoon* können wir nunmehr auch den Prozeß der Fortpflanzung durch die sich ablösenden Zellen besprechen und gleichzeitig uns die Bedeutung dieser letzteren klar zu machen suchen. Meiner Überzeugung nach können diese Zellen nur eine Bedeutung haben: aus ihnen gehen die Geschlechtsprodukte

hervor, und ihre Loslösung selbst stellt einen Anfang der geschlechtlichen Fortpflanzungsweise im Entwicklungscyclus von *Haplozoon* dar.

Wählen wir in der Tat Beispiele aus der Zahl der einzelligen oder der mehrzelligen parasitischen Tiere, so werden wir in beiden Fällen solche Analogien antreffen, welche uns in der gegebenen Frage als fester Stützpunkt dienen können. Unter den ersteren kann die Fortpflanzung der meisten Sporozoa als besonders demonstratives Beispiel dienen, und zwar der Coccidiida, Schizogregarinidae (zu welchen man nach den neuesten Untersuchungen, wenn auch nicht alle, so doch wenigstens einen Teil der echten Gregarinidae, und zwar die Monocystidea zählen kann), der Myxosporidia und der Haemosporidia. Diese einzelligen Parasiten besitzen zwei Arten der Fortpflanzung, die ungeschlechtliche und die geschlechtliche, welche zu verschiedenen Zwecken dienen. Die ungeschlechtliche Fortpflanzungsweise dient zur Verstärkung der Autoinfektion, zur Erhöhung des Infektionsgrades ein und desselben Individuums vom Wirtstier. Dementsprechend besteht die ungeschlechtliche Fortpflanzung entweder in dem Zerfall eines Parasitenindividuums in eine Menge gleicher, aber kleinerer Individuen (Schizogonie der Coccidiida, Schizogregarinidae und Haemosporidia), oder aber in einer Knospenbildung mit Ablösung neuer kleiner Individuen von dem Mutterindividuum (Myxosporidia). In allen diesen Fällen besitzen die neugebildeten jungen Individuen die Gestalt des Mutterindividuums und, was das Wesentlichste ist, sie verbleiben in demselben Exemplare des Wirtstieres.

Im Gegensatz zu der vorhergehenden, dient die geschlechtliche Fortpflanzungsweise bei den Sporozoa ausschließlich zur Verbreitung der Art, zur Übertragung der Infektion auf andre Individuen des Wirtstieres. Im Zusammenhange hiermit wird diese Fortpflanzungsweise vor allem dadurch charakterisiert, daß die Elemente der Fortpflanzung den Körper des Wirtstieres verlassen; der Austritt kann entweder nach erfolgtem Geschlechtsakt (Coccidiida, Schizogregarinidae) oder noch vor demselben vor sich gehen (Haemosporidia). Ein zweites Unterscheidungsmerkmal für die geschlechtliche Fortpflanzung bei den Sporozoa ist die Bildung einer Schutzhülle um die Fortpflanzungselemente (Cysten, Sporen). Eine scheinbare Ausnahme hiervon macht die Sporenbildung bei den Myxosporidia, welche, wie man bis vor kurzem annahm, auf ungeschlechtliche Weise vor sich gehen sollte. Allein die neuesten Untersuchungen von SCHRÖDER (35) haben erwiesen, daß der Sporenbildung eine Verschmelzung zweier Kerne von

bedeutenderer und geringerer Größe vorangeht, und daß demnach die Sporogonie der Myxosporidia zweifellos eine geschlechtliche Fortpflanzungsweise darstellt.

Eine ähnliche Erscheinung wie die Vorgänge bei den Sporozoa findet man auch bei *Haplozoon*: eine ungeschlechtliche, zur Verstärkung der Autoinfektion dienende Fortpflanzungsweise — die Knospung, und eine Fortpflanzung durch die Loslösung der hintersten Zellen vom Körper, welche sich mit einer dünnen Hülle umgeben und aus dem Körper des Wirtstieres nach außen befördert werden. Nach Analogie mit den Sporozoa stellt diese zweite Fortpflanzungsweise die geschlechtliche Vermehrung dar, wobei die sich paarweise loslösenden hintersten Zellen die Urgeschlechtszellen repräsentieren. Besonders auffallend ähnlich ist diese Erscheinung den Vorgängen bei vielen Darmformen von Gregarinen, welche, gleich *Haplozoon*, mit ihrem Vorderende in das Darmepithel eindringen.

Die sich loslösenden Zellen bezeichne ich als Urgeschlechtszellen, da dieselben an und für sich noch keine Geschlechtselemente oder Gameten darstellen. Die eigentlichen Geschlechtszellen entstehen wahrscheinlich durch eine spätere Zerfallteilung der Urgeschlechtszellen, wovon wir einen Anfang in der wiederholten Teilung des Kernes dieser letzteren ohne gleichzeitige Teilung des Protoplasma erblicken können. Was die Gestalt dieser Geschlechtszellen, sowie den Ort, wo der geschlechtliche Akt (die Copulation) vor sich geht, anbetrifft, so liegen hierfür keinerlei weitere Hinweise vor. Einige Vermutungen bezüglich dieses Gegenstandes sollen am Schlusse dieser Arbeit mitgeteilt werden.

Die oben erwähnten Beziehungen zwischen der ungeschlechtlichen und der geschlechtlichen Fortpflanzungsweise sind jedoch nicht allein auf die Klasse der Sporozoa beschränkt; sie erstrecken sich noch viel weiter unter den Entoparasiten und sind vielleicht sogar für alle diejenigen unter ihnen gemeinsam, bei welchen beide Fortpflanzungsarten nebeneinander vorkommen: die Produkte der ungeschlechtlichen Fortpflanzung bleiben im Körper ein und desselben Individuums von Wirtstier, die Produkte der geschlechtlichen Fortpflanzung dagegen gelangen aus diesem Individuum nach außen; die Frage, ob diese letzteren Produkte sich durch unmittelbare Infektion auf andre Wirtsindividuen der gleichen Art verbreiten, oder aber, wie dies häufig der Fall ist, durch Vermittlung eines Zwischenwirtes — ist im gegebenen Fall von nur untergeordneter Bedeutung.

Unter den Flagellata verläuft die Fortpflanzung bei den para-

sitischen Haemoflagellata ganz analog der Fortpflanzung bei gewissen Sporozoa, und zwar den Haemosporidia. In bezug auf diesen Gegenstand muß ich mich darauf beschränken, auf die Arbeit von SCHAUDINN über *Trypanosoma noctuae* und *T. ziemanni* hinzuweisen (34).

Was die entoparasitischen Infusorien betrifft, so ist deren Fortpflanzung leider noch sehr wenig aufgeklärt worden. Bei den meisten derselben ist die geschlechtliche Fortpflanzung sogar überhaupt noch nicht beobachtet worden; aber auch in denjenigen Fällen, wo eine Conjugation beschrieben worden ist, bleibt es noch fraglich, inwieweit man dieselbe mit dem geschlechtlichen Prozeß bei der Fortpflanzung der übrigen Tiere vergleichen kann, wo nicht nur ein Austausch und eine Verschmelzung der Kernsubstanz zwischen zwei Individuen stattfindet, sondern eine typische völlige Verschmelzung der Geschlechtsprodukte. Jedenfalls sind in den letzten Jahren Hinweise darauf veröffentlicht worden (BORTOLOTTI 4), daß bei den entoparasitischen Infusorien (*Anoplophrya circulans* im Darm des Regenwurmes) sofort nach erfolgter Conjugation, d. h. dem geschlechtlichen Akt, eine Encystierung erfolgt, worauf die Cyste den Körper des betreffenden Exemplares von Wirtstier verläßt, um andre Exemplare desselben Wirtes zu infizieren, d. h. um die Art weiter zu verbreiten. In dem Darm eines jeden betreffenden Wirtstieres hingegen geht eine ungeschlechtliche Vermehrung des Infusors durch Teilung vor sich, welche zur Verstärkung der Autoinfektion führt. Allerdings gibt gerade BORTOLOTTI an, daß bei einem andern Infusor, *Hoplitophrya*, die Bildung von Verbreitungscysten mit darin enthaltenen Sporen auf ungeschlechtliche Weise vor sich geht; allein da dieser Autor eine Conjugation bei der genannten Gattung überhaupt nicht beobachtet hat, so ist es sehr wohl möglich, daß dieselbe übersehen worden ist und unmittelbar vor der Bildung der Cyste erfolgt.

Analoge Erscheinungen bei der Fortpflanzung kann man auch unter den mehrzelligen Parasiten finden. So ist bei vielen Cestodes ebenfalls eine doppelte Fortpflanzungsweise beobachtet worden: eine geschlechtliche bei den Kettenstadien und eine ungeschlechtliche durch Knospung bei den *Cysticercus*-Stadien (*Taenia echinococcus*, *T. coenurus*). Nehmen wir als Beispiel *Taenia echinococcus* aus dem Hunde und lassen wir der Einfachheit halber den Umstand außer acht, daß ein Teil des Entwicklungscyclus dieses Bandwurmes in einem Zwischenwirt (dem Hunde) verläuft. Das ungeschlechtliche Individuum — der Blasenwurm — läßt, nachdem es in den Darm des Hundes

geraten ist, zahlreiche durch Knospung in ihm entstandene geschlechtliche Individuen — die Köpfe — entstehen. Letztere wachsen, bilden Proglottiden und erreichen die Geschlechtsreife. Teile der geschlechtlichen Individuen (Proglottiden) verlassen mit den in ihnen enthaltenen Geschlechtsprodukten den Körper des Hundes und dienen zur Infektion andrer Exemplare des Wirtstieres. Auch bei den Cestodes führt demnach, wie bereits erwähnt, die ungeschlechtliche Fortpflanzung nur zu einer Verstärkung der Infektion ein und desselben Individuums von Wirtstier, während die geschlechtliche Fortpflanzung die Weiterverbreitung der Species befördert. Eine große Übereinstimmung mit der Fortpflanzung der Cestodes finden wir bei der Fortpflanzung von *Haplozoon*, wenn wir annehmen, daß die sich von seinem Körper ablösenden Zellen zur Bildung der Geschlechtsprodukte dienen. Diese Ähnlichkeit findet ihren Ausdruck darin, daß beide Formen aus einzelnen Gliedern bestehen (die Proglottiden sind im groben den schrägen Zellreihen von *Haplozoon* gleich); bei beiden erfolgt das Längenwachstum durch Bildung immer neuer Glieder in dem vorderen Abschnitt des Tieres (bei den Cestoden vom Kopf, bei *Haplozoon* von der Kopfzelle); in beiden Fällen endlich besteht die geschlechtliche Fortpflanzung in einem Losreißen der Geschlechtselemente von dem Hinterende des Körpers (Reifung der Proglottiden bei den Cestodes, Urgeschlechtszellen bei *Haplozoon*). Ein Unterschied besteht nur darin, daß bei den Cestodes die Bildung der Geschlechtszellen selbst, der Geschlechtsakt und der Beginn der Entwicklung noch innerhalb des Wirtstieres vor sich gehen, während diese Prozesse bei *Haplozoon* augenscheinlich nach dem Austritt der Urgeschlechtszellen aus dem *Travisia*-Körper nach außen vonstatten gehen.

Die soeben angeführten, bei so entfernt voneinander stehenden Vertretern des Tierreiches zu beobachtenden Analogien geben ein treffendes Beispiel von der Abhängigkeit eines Tieres von den dasselbe umgebenden Existenzbedingungen. Gleiche Existenzbedingungen (im gegebenen Fall die parasitische Lebensweise im Darm des Wirtes) führen zur Convergenz vieler Merkmale.

Als ein letztes Beispiel zur Bestätigung der angeführten Auffassung über die gegenseitigen Beziehungen zwischen der geschlechtlichen und der ungeschlechtlichen Fortpflanzung will ich die bekannte, von McIntosh beschriebene Polychäte *Syllis ramosa* anführen, welche im Innern verschiedener Spongien parasitiert (Raumparasitismus); diese Polychäte pflanzt sich innerhalb der Spongien erst auf ungeschlecht-

liche Weise fort, indem sie durch Knospung eine komplizierte, das gesamte Kanalsystem der Spongie ausfüllende Kolonie hervorbringt. Aus den ungeschlechtlichen Ästen der Kolonie gehen durch Knospung Seitenzweige hervor; diese letzteren stellen geschlechtliche Individuen dar, bringen in ihrem Innern Geschlechtsprodukte hervor, lösen **sich von der Kolonie ab und verlassen den Körper des Wirtes**, indem sie zur Verbreitung des Parasiten auf andre Spongien dienen.

Ich komme somit nach allseitiger Betrachtung der Frage zu der Schlußfolgerung, daß die von dem *Haplozoon*-Körper abfallenden Zellen Geschlechtszellen darstellen, ihr Abfallen von dem Mutterkörper dagegen — ein Anfangsstadium des geschlechtlichen Fortpflanzungsprozesses ist. Was die Gestalt der aus den Urgeschlechtszellen hervorgehenden Geschlechtsprodukte betrifft, so spricht der Mangel an irgendwelchen geschlechtlichen Unterschieden bei diesen Zellen, wie auch bei den Tieren selbst, zugunsten der Bildung von Isogameten; übrigens zeigt uns das Beispiel der Gregarinida, daß die geschlechtlichen Unterschiede bei den erwachsenen Individuen eines Tieres nicht selten so wenig ausgesprochen sind, daß sie der Beobachtung entgehen, während in den Geschlechtsprodukten eine deutliche Differenzierung in Spermatozoen und Eier zu bemerken sein kann.

Nachdem ich den Bau, das Wachstum und die Fortpflanzung von *H. armatum* im allgemeinen besprochen habe, gehe ich nunmehr zu dem Bau seiner Kerne und deren Teilung über. An den Kernen macht sich vor allem die Erscheinung bemerkbar, daß dieselben sich stets im Zustande der Teilung befinden, wodurch das energische und ununterbrochene Wachstum des Tieres zum Ausdruck gelangt. Von den einzelligen Stadien angefangen, bis zu Tieren, welche aus 60 und mehr Zellen bestehen, befinden sich alle Kerne eines jeden Exemplares auf verschiedenen Teilungsstadien. Die Gestalt des Kernes im Ruhezustand bleibt für *H. armatum* völlig unbekannt. Die Kernteilung verläuft in den Zellen des vorderen Körperabschnittes am typischsten und läßt sich hier auch am leichtesten beobachten; in den hinteren Zellen hingegen, welche Elemente der Fortpflanzung darstellen, nimmt die Kernteilung einen etwas abweichenden Verlauf und ist infolge der geringen Größe der Kerne viel weniger leicht zu verfolgen.

Der in der Teilung begriffene Kern eines *Haplozoon* ist aus folgenden hauptsächlichsten Bestandteilen zusammengesetzt: 1) zahlreichen Chromosomen, 2) zwei achromatischen Polsphären, 3) einigen

strahlenförmig von den Sphären nach dem Innern des Kernes verlaufenden Zugfasern, 4) vielleicht aus zwei Centrosomen, endlich 5) dem Kernkörper.

An ein und demselben Kern sind alle diese Bestandteile jedoch niemals gleichzeitig zu sehen, und zwar infolge ihres äußerst verschiedenen Verhaltens den Färbemitteln gegenüber. Das Chromatin des Kernes färbt sich mit allen Kernfarben, am besten jedoch mit Safranin. Der Kernkörper tritt am deutlichsten hervor nach der Behandlung mit Pikrokarmin; etwas weniger gut wirkt das Delafieldsche Hämatoxylin. Die Polsphären sind am schärftsen zu sehen, wenn doppelte Färbung — Hämalaun + Eosin — angewendet wird, indem sie durch letzteres rosa gefärbt werden; bei Anwendung andrer Färbemethoden bleiben die Sphären meistens ganz unsichtbar. Die Zugfasern der Spindel und die Centrosome endlich können ausschließlich durch Färbung mit Heidenhainschem Eisenhämatoxylin sichtbar gemacht werden.

In etwas schematisierter Gestalt ist ein solcher in Teilung begriffener Kern in der Fig. 29 abgebildet, welcher von den nach der Natur gezeichneten Bildern die Fig. 30 u. 44 am nächsten kommen.

Das Chromatin des Kernes ist in zahlreichen fadenförmigen Chromosomen konzentriert; ein jeder Chromosomfaden besteht aus einer Reihe kleinster Chromatinkörnchen, welche in einer Linie hintereinander angeordnet liegen. Die Chromatinkörner zeichnen sich nicht durch Regelmäßigkeit ihrer Gestalt aus, indem einige derselben bedeutend länger als die andern und in der Längsrichtung der Chromosomen ausgestreckt sind. Die Zahl der Chromosome läßt sich unmöglich genau feststellen, doch ist sie jedenfalls sehr beträchtlich, und der Kern enthält augenscheinlich über 100 Chromosome.

Die Chromatinkörner lassen sich mit den allerverschiedensten Kernfarben färben, wobei die äußerst interessante Erscheinung auffällt, daß das Chromatin nicht in allen Bezirken des *Haplozoon*-Körpers mit gleicher Intensität gefärbt wird (Fig. 27). Am raschesten und intensivsten färben sich die Kerne in den hinteren Körperzellen, welche zur Loslösung bereit sind; in der Richtung nach dem Vorderende zu wird die Intensität der Färbung hingegen immer geringer, und in der Kopfzelle ist der Kern oft kaum intensiver gefärbt als das ihn umgebende Protoplasma. Ebenso schwach wird das Chromatin auch in den Kernen ein-, zwei- und dreizelliger Individuen gefärbt, welche noch keine Urgeschlechtszellen besitzen. Bei der Reifung der Urgeschlechtszellen unterliegt demnach, wenn auch nicht die qualitative

Zusammensetzung, so vielleicht doch die Konsistenz oder der Dichtigkeitsgrad des Chromatins ihrer Kerne einer Veränderung.

Die Gesamtheit der Chromosome des in der Teilung begriffenen Kernes bildet eine kompakte Masse, welche ihrem Aussehen nach an zwei mit ihren Öffnungen nach entgegengesetzten Seiten gerichtete Becher erinnert, die an ihrer verschmälerten Basis miteinander verschmelzen. Diese Becher sind von kompakter Beschaffenheit, und nur an ihren freien Enden weisen sie schwache Eindrücke auf, in welchen Anhäufungen achromatischer Substanz liegen (Fig. 29, 30 u. 44). Beide Becher sind auf einer ihrer Seiten von der tiefen Furche angeschnitten (Fig. 29, 30), welche längs dem ganzen, in der Teilung begriffenen Kern verläuft. Die Furche ist an den freien Enden der Becher breit, während sie in der Mitte schmäler wird.

Die Chromosome, deren dichte Massen die Chromatinbecher aufbauen, sind in der Längsachse des sich teilenden Kernes ausgestreckt, wobei sie mit ihren Enden in den oben erwähnten polaren Einwölbungen zusammenlaufen (Fig. 36 u. 44). Dabei verlaufen sie jedoch nicht direkt von einem Pol des Kernes zum andern, sondern sie sind gewunden und bisweilen sogar filzartig untereinander verschlungen.

An den Endeindrücken der Chromatinfigur des Kernes liegen zwei Gebilde, welche ich nach Analogie mit ähnlichen Bildungen bei *Noctiluca miliaris* als Polsphären bezeichnen will. Es sind dies zwei meist unregelmäßig geformte Klumpen achromatischer Substanz, welche nur bei der Färbung mit Eosin eine deutliche Differenzierung erfahren. Diese Klümpchen liegen in den Vertiefungen der Chromatinbecher, aus welchen sie an den Kernpolen etwas nach außen hervorragen (Fig. 29 u. 44); bisweilen nimmt dieser aus dem Becher hervorragende Teil der Polsphäre eine kegelförmige Gestalt an (Fig. 43 u. 45), was gleichsam auf das Vorhandensein eines Attraktionscentrums (Centrosom ?) an der Spitze des Kegels hinweist. Ich habe leider nicht endgültig entscheiden können, ob die beiden Polsphären durch einen dieselben verbindenden Achromatinstrang zusammenhängen. Durch einige Bilder bin ich jedoch von der Anwesenheit eines solchen Stranges überzeugt worden, wenigstens was die Anfangsstadien der Kernteilung betrifft. Dieser Verbindungsstrang verläuft genau innerhalb der längsgerichteten Kernfurche. Bei der weiteren Längsstreckung des Kernes in der Längsachse zerreißt der Verbindungsstrang offenbar in Bälde, und beide Polsphären werden unabhängig voneinander.

Aus der oben mitgeteilten Beschreibung ergibt sich eine auffallende Übereinstimmung der Kernteilung bei *Haplozoon* mit derjenigen

bei *Noctiluca miliaris*, wie sie von ISHIKAWA, CALKINS und DOFLEIN beschrieben worden ist. Es genügt, die Abbildungen von CALKINS (7), Taf. XLI, Fig. 17 u. 18 und von DOFLEIN (16), Taf. II, Fig. 24 und Taf. IV, Fig. 34, zu betrachten, um sich noch mehr von der Ähnlichkeit beider Teilungsweisen zu überzeugen.

Der chromatische Teil der Teilungsfigur besitzt bei *Noctiluca* die gleiche Gestalt wie bei *Haplozoon*; er ist genau ebenso seiner gesamten Länge nach von einer tiefen Furche durchschnitten, nur erreicht diese bei *Noctiluca* eine viel stärkere Ausbildung, so daß der chromatische Teil des Kernes die umfangreiche centrale Längshöhlung der Furche in Gestalt einer dünnen Rindenschicht umgibt. Übrigens ist die Längsfurche an den Kernen von *Noctiluca*, nach den Abbildungen von DOFLEIN zu urteilen, durchaus nicht immer so stark ausgebildet, wie dies auf einigen Figuren von CALKINS (Taf. XLI, Fig. 17) der Fall ist. Überhaupt verdient die Arbeit von DOFLEIN besondere Beachtung und paßt am besten für eine Vergleichung, da sowohl die Beschreibungen als auch die Abbildungen derselben viel weniger schematisch gehalten sind als bei ISHIKAWA und CALKINS.

So sind z. B. bei diesen letzteren Autoren die Chromosome in außerordentlich regelmäßigen Reihen angeordnet, was bei *Haplozoon* nicht der Fall ist. Inzwischen schreibt DOFLEIN folgendes: »Die chromatischen Stränge mit den darauf verteilten Chromatinkörnern ziehen sich aus, doch veranlaßt die komplizierte Form des Kernes schwer entwirrbare Anordnungen der Reihen. Sie schlingen sich auf dem Totalbilde mannigfach durcheinander, und auf Schnitten scheinen sie oft seltsam zerstückelt« [16, S. 17]. Diese Beschreibung paßt viel besser zu den Teilungsbildern bei *Haplozoon*, und erscheint mir überhaupt viel wahrscheinlicher als eine mathematisch regelmäßige Anordnung der Chromosome.

Ferner erfolgt bei der Kernteilung nach ISHIKAWA und CALKINS eine Längsspaltung der Chromosome. DOFLEIN hat eine solche Erscheinung nicht beobachtet und teilt mit, daß die Teilung der Chromosome auf dieselbe Weise erfolgt wie bei *Ceratium hirundinella* nach LAUTERBORN, d. h. durch eine quere Zerreißung derselben. Dasselbe geht auch während der Kernteilung bei *Haplozoon* vor sich.

Bei beiden zu vergleichenden Tieren liegen an den Polen des sich teilenden Kernes zwei Attraktionssphären; bei *Noctiluca* sind diese letzteren durch einen achromatischen Strang miteinander verbunden, welcher durch die tiefe Furche des Kernes verläuft; bei *Haplozoon* kann ich das Vorhandensein eines solchen Stranges nur aus dem Grunde

annehmen, weil der Inhalt der Furche im Vergleich mit den ihn umgebenden Chromosomen stets sehr schwach gefärbt bleibt. Schwierig gestaltet sich die Vergleichung der Polsphären von *Haplozoon* und *Noctiluca* in der Hinsicht, daß die Sphären von *Haplozoon* keinerlei Eigenschaft an den Tag legen, sich mit Kernfarben zu färben; bei *Noctiluca* macht der Übergang des Chromatins aus dem Kern in die Sphäre nach Doflein diese letztere »so stark färbbar, daß sie — intensiver gefärbt als der Kern — bei oberflächlicher Betrachtung mit schwacher Vergrößerung regelmäßig für den Kern gehalten wird« [16, S. 13—14]. Allein, sowohl auf den Zeichnungen von Doflein, wie auch auf denjenigen von Calkins erweist sich die Sphäre stets schwächer gefärbt als die Chromosome des Kernes. Infolgedessen sehe ich kein Hindernis dafür, die Polsphären von *Haplozoon* und *Noctiluca* als gleichbedeutende Bildungen anzusehen.

Von einer jeden Polsphäre aus verläuft in das Innere der Chromatinmasse ein Bündel gerader, scharf konturierter Fäden. Diese letzteren spielen zweifelsohne die Rolle von Zugfasern der Centralspindel, obgleich sie sich durch einige besondere Eigentümlichkeiten auszeichnen. Vor allem bleiben die erwähnten Fäden, welche nur bei einer Färbung mit Heidenhainschem Hämatoxylin sichtbar werden, auch nach vollständiger Entfärbung der Chromosome, ziemlich deutlich gefärbt und gut sichtbar; die Fasern der Centralspindel dagegen färben sich meist ungleich schwächer als die Chromosome. Außerdem haben die erwähnten Fäden infolge ihres geraden Verlaufes und ihrer scharfen Konturen vielmehr das Aussehen von Stäbchen als von Fasern. Ferner ist die Zahl dieser Fäden eine sehr beschränkte, in den meisten Fällen sind es deren nur drei; nur in vereinzelten Fällen (Fig. 46) gelangen etwas mehr als drei Fäden zur Beobachtung. Wie aus den Abbildungen zu ersehen ist, beschränkt sich die Strahlenbildung ausschließlich auf das Innere des Kernes; extranucleäre plasmatische Strahlungen sind nicht vorhanden, was den Kern von *Haplozoon* dem sich teilenden Kern vieler Protozoa nähert. Die Beziehungen der Kernfäden zu den Chromosomen bleiben einstweilen unaufgeklärt, nichtsdestoweniger wird man dieselben für nichts andres als Zugfasern halten können, welche den gleichen Bildungen in der Centralspindel der Kerne andrer Tiere entsprechen. Ich halte es für wahrscheinlich, daß die beobachteten drei strahlenförmig von den Sphären auseinander laufenden Fäden gleichsam nur das Gerüst der Centralspindel darstellen; zwischen den drei Hauptschenkeln der Strahlenfigur sind vielleicht Reihen feinster Zugfasern angeordnet, welche sich nur schwach

differenzieren und daher nicht zu bemerken sind; diese Fasern sind denn auch an den Chromosomen befestigt. Ohne eine solche Annahme bleibt es unerklärlich, wie nur drei oder fünf Zugfasern imstande sein können, Dutzende und Hunderte von Chromosomen anzuziehen. Eine Aufklärung dieser Frage muß bis nach weiteren diesbezüglichen Untersuchungen verschoben werden, welche ich in der allernächsten Zeit vorzunehmen gedenke.

Es fragt sich nun, ob in den Polsphären ein Centrosom enthalten ist oder nicht? Unter den zahlreichen von mir angefertigten Präparaten ist nur auf einem einzigen in der Sphäre ein Körperchen zu sehen, welches seiner Lage nach an ein Centrosom erinnert (Fig. 45). Allein ich verhalte mich diesem vereinzelten Fall gegenüber mit Vorsicht, indem das Heidenhainsche Hämatoxylin ein zu wenig zuverlässiges Färbemittel darstellt, welches die allerverschiedensten körnigen Plasmaeinschlüsse färbt. Auch bei *Noctiluca* sind die Ansichten bezüglich der Centrosome geteilt. Ishikawa und Calkins erkennen deren Vorhandensein an, obgleich letzterer Autor ihre außerordentlich geringe Größe sowie die Schwierigkeit, dieselben aufzufinden, hervorhebt. Doflein, im Gegenteil, leugnet die Anwesenheit von Centrosomen, indem er sagt, daß von den früheren Autoren verschiedene Artefakte dafür angesehen worden sind.

Den letzten Bestandteil des Kernes von *Haplozoon* bildet der Kernkörper. Derselbe liegt stets außerhalb der Chromosomenmasse, an deren Oberfläche er sich anschmiegt (Fig. 29 u. 30). Der Kernkörper ist stets in der Einzahl vorhanden; er besitzt eine runde oder ovale Gestalt und zeichnet sich durch beträchtliche Größe aus; es muß übrigens bemerkt werden, daß diese starke Vergrößerung seiner Dimensionen häufig eine anormale Erscheinung ist: der Kernkörper unterliegt sehr leicht Veränderungen und schwillt bisweilen, wohl infolge der Einwirkung der Reagenzien oder beim Absterben der Zelle, ganz ungewöhnlich stark an, wird dünnwandig und verwandelt sich gewissermaßen in eine große Vacuole. In seinem Verhalten Farbstoffen gegenüber steht der Kernkörper den chromatischen Nucleolen oder den sogenannten Caryosomen, vieler Protozoen nahe, indem er sich basophil und nicht oxyphil verhält. Am deutlichsten differenziert sich der Kernkörper bei der Färbung mit Pikrokarmin (Fig. 30 u. 32), obgleich auch Hämatoxylin nach Heidenhain oder Delafield gute Resultate ergeben (Fig. 31 u. 46). In bezug auf Safranin verhält sich das Caryosom sehr launisch, indem es sich bisweilen damit färben läßt, bisweilen aber undifferenziert bleibt. Der Kernkörper enthält in seinem

Innern bisweilen eine oder zwei ungefärbt bleibende Vacuolen, wodurch er den Caryosomen der Sporozoa und den Kernkörpern der Eizellen nahe steht. Schon CUÉNOT (14) hebt die Ähnlichkeit zwischen dem Kern der Eizellen und dem der Cölomgregarinen hervor, indem er dieselbe durch ähnliche Existenzbedingungen beider Gebilde erklärt. Es will mir scheinen, daß man die Ähnlichkeit mit den Kernen der Eizellen auch auf die übrigen parasitischen Protozoen ausdehnen kann, und zwar sowohl auf diejenigen des Côloms wie auch auf diejenigen des Darmes. Und zwar sind wir um so mehr berechtigt eine Ähnlichkeit zu erwarten, je näher das Protozoon seiner Lebensweise nach dem Ei steht, je weniger beweglich dasselbe ist, je stärker die osmotische Ernährungsweise bei ihm ausgebildet ist usw. Infolgedessen können wir einen typischen bläschenförmigen Kern mit großem chromatischen Kernkörper bei allen Sporozoa antreffen. Unter den Infusorien, welche sich durch einen so eigenartigen Bau ihres Kernes auszeichnen, verliert der Kern bei einigen entoparasitischen Formen, wie z. B. *Opalina ranarum* u. a. m., obgleich dieselben auch innerhalb ihres Wirtes ihre bewegliche Lebensweise beibehalten, dennoch die für die Infusorien charakteristische Einteilung in einen Micronucleus und einen Macronucleus und geht zum blasenförmigen Typus über. Einige der niedrigststehenden mehrzelligen Parasiten zeigen die gleiche Erscheinung, was aus dem blasenförmigen Kern der Achsenzelle bei den Dicyemidae zu ersehen ist. Endlich haben wir bei *Haplozoon armatum* gesehen, daß der Kernkörper infolge seines Reichtums an Chromatin und dem Vorhandensein von Vacuolen dem Kernkörper der Sporozoa und der Eier ähnlich ist; außerdem besitzt der Kern von *Haplozoon*, wie wir dies später an *H. lineare* kennen lernen werden, im Ruhezustand eine typische blasenförmige Gestalt mit einem Caryosom in der Mitte.

Eine Kernhülle ist bei dem sich teilenden Kern von *Haplozoon* nicht bemerkbar, doch vermute ich, infolge ihrer unbestreitbaren Anwesenheit bei *H. lineare*, daß dieselbe auch hier vorhanden sein wird.

Die weitere Teilung des soeben eingehend beschriebenen Kernes von *H. armatum* erfolgt in der Weise, daß die Einschnürung zwischen den beiden Bechern der Chromatinfigur immer deutlicher ausgesprochen wird und beide Hälften dieser letzteren immer weiter auseinander treten. Die Chromosome spannen sich zwischen den beiden Kernpolen aus (Fig. 33) und reißen schließlich in der Mitte durch, wobei sich die eine Hälfte des Chromosoms nach der einen Sphäre, die andre nach der andern Sphäre zurückzieht (Fig. 36). Eine Längsspaltung

der Chromosome habe ich nicht beobachtet. Ein jeder der entstandenen Tochterkerne besitzt zuerst die Gestalt eines massiven Bechers, in dessen seichter Aushöhlung sich die Polsphäre befindet (Fig. 44). Hierauf wird die regelmäßige Anordnung der Chromosome um die Sphäre beeinträchtigt, und der Kern tritt eine neue Teilung an; auf welche Weise aus der einen zurückgebliebenen Sphäre des Tochterkernes bei dessen Teilung zwei neue Sphären gebildet werden, habe ich nicht beobachten können. Diese Frage ist jedoch von großer Wichtigkeit, da im Falle einer Übereinstimmung in dem Prozeß der Bildung neuer Sphären bei *Haplozoon* und bei *Noctiluca* auch die auffallende Übereinstimmung in der Kernteilung beider Tiere noch mehr hervorgehoben wird; letzterem Umstande kann seinerseits eine gewisse Bedeutung bei der Feststellung der verwandtschaftlichen Beziehungen von *Haplozoon* zukommen.

Ziemlich häufig bleibt zwischen den beiden Tochterkernen eine Verbindung in Gestalt einer oder mehrerer zwischen denselben aufgespannter Chromosomfäden bestehen, und zwar ziemlich geraume Zeit hindurch; bisweilen haben die Tochterkerne bereits eine neue Teilung begonnen, und es ist schon fast zur Bildung von Enkelkernen gekommen, während noch immer Spuren der ersten Teilung in Gestalt von die Tochterkerne verbindenden Chromosomen erhalten bleiben (Fig. 35, 36, 37). Selbst nach der Teilung des Protoplasma in zwei Tochterzellen bleiben die verbindenden Chromosome auf den beiden Seiten der aufgetretenen Zellenscheidewand erhalten (Fig. 36).

Die Verbindungschromosome werden späterhin nicht in das Innere der Tochterkerne eingezogen, sondern direkt in dem Protoplasma der Zelle resorbiert; bisweilen kann man an den Rändern der Zelle Stückchen solcher verbindenden Chromosome erblicken, welche jeden Zusammenhang mit dem Kerne verloren haben und allmählich resorbiert werden (Fig. 36 u. 37). Bei *Noctiluca miliaris* läßt sich nach Doflein (16, S. 19 u. 22, Fig. C und Taf. II, Fig. 24) augenscheinlich ein gleiches Verhalten beobachten, obgleich dieser Autor nicht angibt, daß das Verbindungsstück aus Chromosomen bestehe. Bei vielen Infusorien bleiben die Hälften des sich teilenden Micronucleus noch ziemlich lange durch einen langen, fadenförmigen Strang miteinander verbunden; allein bei ihnen besteht dieses Verbindungsstück aus einer achromatischen, faserigen Substanz, während die Verbindung zwischen den Tochterkernen bei *Haplozoon*, wie ich bereits angegeben habe, durch Chromosome aufrecht erhalten wird.

Außer den Verbindungschromosomen und deren Überresten sind

im Protoplasma von *Haplozoon* keinerlei stark färbbare Substanzen anzutreffen; ich hab hier weder Chromidien noch ein Chromidialnetz angetroffen. Der Kernkörper teilt sich bei jeder Kernteilung mit. Er zieht sich parallel der Teilungsebene in die Länge und nimmt eine hantelförmige Gestalt an; späterhin wird der abgeschnürte Teil zwischen seinen Hälften dünner, zerreißt schließlich, und die Tochterkernkörper treten nach den entgegengesetzten Seiten auseinander. Die Zeit der Teilung des Kernkörpers fällt nicht ganz mit der Zeit der Teilung der Chromatinmasse zusammen; nicht selten teilt sich der Kernkörper noch vor der Teilung der Chromosome in zwei Gruppen (Fig. 30), während in andern Fällen genau das entgegengesetzte stattfindet (Fig. 36 u. 37). Ich will als Ausnahme noch ein Exemplar von *Haplozoon* erwähnen, bei welchem in jedem Kern zwei Kernkörperchen enthalten waren.

Die Teilung des Protoplasma erfolgt meistens erst nach dem vollständigen Auseinandertreten der Tochterkerne. Bisweilen beginnen diese letzteren bereits ihrerseits eine Teilung anzutreten, während zwischen ihnen noch immer keine Zellenscheidewand gebildet ist (Fig. 37). Es ist zu bemerken, daß bei der Teilung der Zelle die Einschnürung sehr häufig nur von der einen Seite der Zelle zu wachsen beginnt (Fig. 35), nicht aber gleichmäßig von allen Seiten der Peripherie (Fig. 32). Bei der Bildung neuer Zellen von der Kopfzelle ist das einseitige Hereinwachsen der Scheidewand eine ständige Erscheinung. Nach der Teilung des Kernes der Kopfzelle wächst die Scheidewand von der Dorsalseite aus schräg in die Zelle hinein (Fig. 25), indem sie allmählich die Zelle nach der Ventralseite hin in zwei Hälften trennt, bis sie endlich die Ventralseite erreicht hat. Die Scheidewände zwischen den einzelnen Zellen zeichnen sich durch die Schärfe ihrer Konturen aus, so daß dieselben sehr deutlich zu sehen sind.

Bis jetzt ist die Teilung der Zellen von *Haplozoon* vor deren Verwandlung in Urgeschlechtszellen beschrieben worden. Alle diese Teilungen erfolgen in ein und derselben Ebene, welche senkrecht zur Längsachse der schrägen Zellreihen steht, wie dies aus Fig. 27 zu ersehen ist. Die Verwandlung der Zellen des Körpers in Urgeschlechtszellen läßt sich mit Leichtigkeit daran erkennen, daß in der Zelle nach der Teilung des Kernes in zwei Tochterkerne keine entsprechende Teilung des Protoplasma eintritt. Die Tochterkerne dagegen beginnen eine neue Teilung, und zwar in einer zur vorhergehenden Teilungsebene senkrecht stehenden Ebene (Fig. 27 u. 39). Auf diese Weise wird die zweikernige Zelle (Fig. 14) durch fortschreitende Teilung ihrer Kerne

(Fig. 39 u. 40) zu einer vierkernigen (Fig. 41). Dabei treten bisweilen interessante Bilder auf, welche erkennen lassen, daß die in der Teilung begriffenen Kerne sozusagen sehr plastisch und biegsam sind. So beginnen bisweilen zwei Tochterkerne, welche sich noch nicht getrennt haben und untereinander noch durch eine Menge von Chromosomen verbunden sind, sich von neuem in einer zu der vorhergehenden senkrecht stehenden Ebene zu teilen (Fig. 38). Hieraus ergibt sich das merkwürdige Bild eines vierpoligen in der Teilung befindlichen Kernes, in welchem ein jeder Pol durch Chromosome mit allen übrigen Polen verbunden ist. In der vierkernigen, bereits zur Loslösung von dem Körper bereiten Urgeschlechtszelle, dauert die Teilung der Kerne an (Fig. 41), wobei augenscheinlich auch eine Teilung der Kerne in vier Tochterkerne auf einmal vor sich gehen kann (Fig. 41). Der Kernkörper teilt sich bei jeder Teilung der Urgeschlechtszellen, wobei er immer kleiner und kleiner wird. Um diese Zeit reißen sich die Urgeschlechtszellen paarweise von dem Körper los, und ihr ferneres Schicksal bleibt, wie bereits erwähnt, bis jetzt noch unaufgeklärt. Bei der Kernteilung der Urgeschlechtszellen läßt sich wegen ihrer geringen Größe nur schwer eine Teilungsfigur erkennen, wie sie in Fig. 29 abgebildet ist. Nach dem Vorhandensein einer sich nicht färbenden Längsfurche zu urteilen, verläuft die Teilung jedoch nach demselben Typus. Eine weitere Eigentümlichkeit der Kerne der Urgeschlechtszellen besteht darin, daß die Chromosome (namentlich in denjenigen Zellen, wo bereits vier in der Teilung begriffene Kerne vorhanden sind) das Aussehen von rosenkranzförmigen Fäden einbüßen; das Chromatin ist in diesen Kernen in Gestalt kurzer, dicker, an beiden Enden abgestutzter Stäbchen angeordnet (Fig. 42). Ein jedes Stäbchen entspricht einem rosenkranzförmigen Chromosom der Körperzellen. Die besondere Intensität der Färbung bei den Chromosomen der Urgeschlechtszellen ist bereits früher hervorgehoben worden.

Bezüglich der Kernteilung bei der Bildung von Knospen an der Kopfzelle kann ich nichts Bestimmtes aussagen, da die Zahl der zu meiner Verfügung stehenden knospenden Exemplare hierzu zu gering war. Eines dieser letzteren ist auf Fig. 28 dargestellt. Einstweilen läßt sich nur angeben, daß die Teilung des Kernes der Kopfzelle und der Übertritt einer seiner Hälften in die Knospe sehr spät erfolgt, indem selbst auf einem so späten Knospenstadium, wie es in Fig. 28 dargestellt ist, dieser Prozeß noch nicht vor sich gegangen ist.

Haplozoon lineare mihi.

Diese zweite Art der Gattung *Haplozoon* wird im Darmkanal von *Clymene* (*Nicomache*) *lumbricalis* angetroffen. Es wird von ihr nicht nur der vordere Darmabschnitt infiziert, wie dies bei der vorhergehenden, in *Travisia* parasitierenden Art der Fall war, sondern sie wird oft auch im hintersten Drittel des Darmes angetroffen. Die Zahl der in ein und demselben Wurm angetroffenen Parasiten ist bedeutend geringer als bei *H. armatum.*

In der Gestalt seines Körpers und der Anordnung der denselben zusammensetzenden Zellen ist *H. lineare* viel einfacher organisiert als die oben beschriebene Art; allein die geringere Größe der Zellen und die damit in Verbindung stehende Schwierigkeit der Untersuchung haben mich veranlaßt, die Beschreibung von *H. armatum*, welches ausführlicher untersucht werden konnte, derjenigen von *H. lineare* voranzuschicken.

Das hauptsächlichste Unterscheidungsmerkmal zwischen *H. armatum* und *H. lineare* besteht darin, daß bei letzterem der Körper nicht aus mehreren, hinter der Kopfzelle liegenden Zellreihen besteht, wie bei *H. armatum*, sondern die Gestalt einer einreihigen Zellkette besitzt; das vordere Ende der Kette wird von der Kopfzelle mit den Befestigungsorganen eingenommen, von dem hinteren Ende werden die Urgeschlechtszellen abgestoßen. Ihrer äußeren Gestalt nach erinnert eine solche Zellkette an farblose Fadenalgen.

Die einzelligen Stadien von *H. lineare* (Fig. 48 u. 50) unterscheiden sich in keiner Weise von denjenigen der oben beschriebenen Art (Fig. 1 u. 2). Das Plasma ist hier ebenso in dem vorderen Drittel der Zelle körnchenlos, und in dem hinteren Abschnitt derselben scheint der längliche, in der Teilung begriffene Kern durch. Von dem zweizelligen Stadium angefangen, ist *H. lineare* leicht von *H. armatum* zu unterscheiden. Vor allem gibt die Kopfzelle die Körperzellen nicht mit einer schrägen Scheidewand ab, sondern senkrecht zu der Längsachse des Körpers (Fig. 49). Außerdem zeichnet sich die Kopfzelle von *H. lineare* noch durch folgende Eigentümlichkeiten aus. Ihr Stilett stellt (wie bei *H. armatum*) eine spitze, von einer cuticularen Schicht umgebene Nadel dar; diese Nadel kann in das Innere der Zelle in eine besondere Scheide eingestülpt werden (Fig. 56 *sch*). Aber außer dieser in Tätigkeit befindlichen Stilettnadel liegt in dem Plasma der Kopfzelle von *H. lineare* noch eine mehr oder minder beträchtliche Anzahl von Reservenadeln (st^1) zerstreut; die Zahl

dieser letzteren nimmt augenscheinlich mit der Zeit zu, da ich ihrer in zweizelligen Exemplaren weniger gefunden habe als in vielzelligen. Ein Teil der Reservenadeln liegt unmittelbar hinter der tätigen Nadel in der Scheide des Stilettes, die übrigen dagegen sind regellos in dem Plasma der Kopfzelle zerstreut. Auf welche Weise die vordere, funktionierende Nadel abgenützt oder verbraucht wird, und warum eine so große Anzahl von Ersatznadeln notwendig ist, kann ich nicht mit Bestimmtheit angeben. Man könnte sich fragen, ob die Nadeln nicht aus dem Stilett herausgeschleudert werden? Eine Öffnung an der Spitze des Stilettes habe ich jedoch nicht finden können, und das Herausschleudern von Nadeln an normalen Exemplaren nicht beobachtet. Zugunsten einer solchen Annahme sprechen nur die am absterbenden *H. armatum* angestellten Beobachtungen. Bei letzterem tritt an der Vorderfläche der Kopfzelle ein allmählich an Größe zunehmender durchsichtiger Flüssigkeitstropfen aus (und zwar augenscheinlich aus der für den Austritt der Pseudopodien bestimmten Öffnung); das Stilett muß beim Hervortreten durch diesen Tropfen hindurchgehen, und hierbei habe ich zwei bis dreimal gesehen, wie die Stilettnadel bei dem Absterben aus dem Stilett in diesen Tropfen geriet, in welchem sie frei herumschwamm.

Die Befestigung an der Darmwand vermittels der Pseudopodien ist bei *H. lineare* bedeutend fester als bei *H. armatum*, so daß meist alle Pseudopodien an der Basis abreißen und bei isolierten Individuen oft nur die Austrittsstelle derselben aus der Kopfzelle in Gestalt eines kleinen Grübchens zu sehen ist. Dafür ist auf Querschnitten durch den Darm von *Nicomache* das Eindringen der Pseudopodien in das Darmepithel deutlich zu erkennen (Fig. 57 u. 58). Die Pseudopodien treten augenscheinlich zwischen den Epithelzellen hindurch, ohne in dieselben einzudringen; sie reichen bis zur Basis der langen, cylindrischen Epithelzellen, indem sie sich bis an die Ringschicht der Darmmuskeln (*m*) erstrecken. Bisweilen (Fig. 58) bilden die Pseudopodien ebensolche knopfförmige Verdickungen, wie sie schon bei der Beschreibung von *H. armatum* erwähnt wurden. Die Beziehungen zwischen der Lage des Stilettes und der Pseudopodien sind die gleichen wie bei *H. armatum*; das Stilett liegt näher an einer der schmalen Kanten der Kopfzelle, der dorsalen Kante, das Pseudopodienbündel näher an der andern, der ventralen Kante. An beiden flachen Seitenflächen der Kopfzelle liegen, wie bei *H. armatum*, zwei Reihen von Muskelfasern (Fig. 59 u. 60, *mf*). Endlich bleibt bei der Teilung der Kopfzelle von *H. lineare* der Körper der Zelle beträchtlich hinter dem Kern

zurück, so daß in der Kopfzelle sehr häufig zwei Kerne zu sehen sind (Fig. 56, 59 u. 60), während noch keine Spur einer Teilung der Zelle selbst zu bemerken ist; ein solches Verhalten findet in der Kopfzelle von *H. armatum* niemals statt.

Infolge der Abschnürung immer neuer Zellen von der Kopfzelle und der ferneren Teilung dieser neuen Zellen geht der Parasit von dem zweizelligen zu einem vielzelligen Stadium über. Bei *H. lineare* erfolgt die Teilung sowohl der Kopfzelle als auch von deren Abkömmlingen stets in ein und derselben, zur Längsachse des Körpers senkrecht stehenden Ebene; infolgedessen erscheinen die Zellen denn auch in dem Körper in einer geraden Reihe angeordnet. Auf den Fig. 51—54 sind verschiedene Stadien des Wachstums von *H. lineare* dargestellt. Die Zahl der Zellen des Körpers ist bisweilen eine sehr beträchtliche; in einem Exemplar zählte ich deren 86, doch kamen mir auch noch größere Individuen zu Gesicht. Der Körper solcher langen Exemplare ist häufig etwas nach der Dorsalseite gekrümmt (Fig. 53 u. 54). Die Länge der einzelligen Individuen beträgt nicht über 35—40 μ, während das größte der von mir gemessenen Exemplare 350 μ maß; ich habe auch noch größere Individuen gefunden, aber leider nicht gemessen. Die größten Exemplare von *H. lineare* übertreffen demnach diejenigen von *H. armatum* noch an Länge.

Die Körperzellen von *H. lineare* weisen nur bei kleinen Individuen die gleichen Dimensionen in der Breite wie in der Länge auf (Fig. 51). Mit der Zunahme der Zellenzahl werden die Zellen bedeutend kürzer und flacher, indem sie bei großen Exemplaren nicht selten an aufeinander geschichtete Münzen erinnern (Fig. 54). Im übrigen nehmen die hinteren Zellen des Körpers, die Urgeschlechtszellen, auch bei diesen Exemplaren eine abgerundete Gestalt an (Fig. 53). Bezüglich der Urgeschlechtszellen ist hervorzuheben, daß deren Abtrennung vom Körper bedeutend später beginnt und augenscheinlich viel weniger häufig vor sich geht als bei *H. armatum*, weshalb bei *H. lineare* zahlreiche große, vielzellige Individuen angetroffen werden. Auf dem achtzelligen Stadium habe ich bei *H. lineare* niemals die Bildung von Urgeschlechtszellen beobachtet, während eine solche bei *H. armatum* auf dem gleichen Stadium sehr häufig anzutreffen ist. Bisweilen weisen aber auch noch bedeutend größere Individuen, wie dies aus Fig. 54 zu ersehen ist, keinerlei Bildung von Urgeschlechtszellen auf.

Zwei oder dreimal habe ich Individuen angetroffen (Fig. 55), bei welchen mehrere der hinteren Zellen bedeutend kleiner waren als

alle übrigen; angesichts des seltenen Vorkommens solcher Individuen halte ich diese Erscheinung für eine Anomalie.

Eine ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Knospung habe ich bei *H. lineare* nicht beobachtet, was wahrscheinlich durch die kurze Dauer meiner Studien an dieser Art zu erklären ist.

In dem feineren Bau der Kerne und in deren Teilungsweise ist eine große Ähnlichkeit mit *H. armatum* zu bemerken; ebenso wie bei dieser Art befinden sich die Kerne beständig im Zustande der Teilung, und das Chromatin der Kerne der Urgeschlechtszellen zeigt auch hier eine viel größere Affinität für die Farbstoffe, als das Chromatin in den Zellen des vorderen Körperabschnittes. Infolge der bedeutend geringeren Größe der Kerne konnte deren Bau, sowie die Anordnung der Chromosome viel weniger genau untersucht werden als bei *H. armatum*.

Wie aus mehreren Präparaten zu ersehen ist (Fig. 60), besitzen die Chromosome die Gestalt von dünnen Fädchen; sehr häufig läßt sich jedoch der fadenförmige Bau der Chromosome nur schwer unterscheiden, und das ganze Chromatin des Kernes scheint in solchen Fällen aus Anhäufungen mehr oder weniger großer Chromatinkörnchen zu bestehen (Fig. 63). In der gleichen Weise wie bei *H. armatum* ordnen sich die Chromosome in zwei becherförmige Gruppen an und treten nach entgegengesetzten Seiten in der Richtung zweier kleiner Sphären auseinander, welch letztere als helle, nicht färbbare Gebilde in den Vertiefungen beider Chromatinbecher liegen. Für *H. lineare* scheint jedoch der Umstand charakteristisch zu sein, daß die in Teilung begriffenen Kerne mit einer dünnen Hülle versehen sind; letztere ist wahrscheinlich auch bei *H. armatum* vorhanden, doch ist sie meiner Beobachtung entgangen. Die Kernhülle ist mit besonderer Deutlichkeit an absterbenden Exemplaren zu bemerken (Fig. 66 u. 72); in solchen Kernen sind die Chromosomengruppen häufig von einem hellen Felde umgeben, welches nach außen hin von der Kernhülle begrenzt wird. Ob die Hülle sich auch auf die Sphäre erstreckt, kann ich nicht angeben. Der Kernkörper liegt immer innerhalb der Kernhülle, wobei er sich häufig dicht an dieselbe anlegt und gleichsam an deren Innenseite zerfließt.

Zwischen den bereits vollständig getrennten Kernen zweier benachbarter Zellen (und zwar häufig bis zu der Zeit, wo diese Kerne bereits eine neue Teilung antreten) bleibt nicht selten ein Zusammenhang vermittels Verbindungschromosomen bestehen (Fig. 65). Auf die Bildung dieser letzteren habe ich schon bei *Haplozoon armatum* hingewiesen, allein bei *H. lineare* erreichen dieselben eine außergewöhn-

liche Dicke. Bisweilen nehmen die verbindenden Chromosome einen solchen Umfang an, daß sie viel mehr an ein in die Länge gestrecktes und in Teilung begriffenes Caryosom erinnern, als an Chromosomfäden. Die verbindenden Chromosome werden allmählich resorbiert.

Ferner trägt die Kernteilung bei *H. lineare* in den meisten Fällen den Charakter jener Vierteilung, welche bei *H. armatum* nur ausnahmsweise beobachtet wird (S. 446). Dabei schickt sich der Kern, noch bevor er sich in der Längsrichtung völlig in zwei Tochterkerne (einen vorderen und einen hinteren) zerlegt hat, zu einer neuen Teilung in der Querrichtung (in bezug auf die Längsachse des Körpers) an. Manchmal geht sogar die Querteilung des Kernes dessen Längsteilung voran (Fig. 62). Auf diese Weise entstehen in dem Kerne vier becherförmige Gruppen von Chromosomen, welche anscheinend um vier Attraktionscentren gruppiert sind, allein noch von der gemeinsamen Kernhülle umgeben werden (Fig. 61 u. 66). Sodann lösen sich die beiden vorderen Gruppen von den beiden hinteren ab, worauf die Zellen selbst durch eine Scheidewand in zwei Tochterzellen, eine vordere und eine hintere, abgegrenzt werden. In dem Kern einer jeden Tochterzelle sind bereits zwei Gruppen von Chromosomen vorhanden, welche von einer gemeinsamen Kernhülle umgeben sind. Im gegebenen Falle bleiben die Tochterzellen demnach einkernig. Ohne ein Ruhestadium durchzumachen, beginnen die Kerne der Tochterzellen eine neue Teilung, wobei offenbar jede der Chromosomengruppen wiederum eine Zweiteilung erfährt, und es entsteht von neuem eine vierfache Teilungsgruppe. Bei der neuen Teilung der Zelle gehen wiederum zwei Chromosomengruppen in den Kern einer der sich bildenden Tochterzellen über, die zwei übrigen Chromosomengruppen dagegen in den Kern der andern Tochterzelle (Fig. 65). Ich werde mich jedoch nicht länger bei der Beschreibung des Teilungsprozesses aufhalten, da ich der Ansicht bin, daß derselbe noch nicht genügend gründlich von mir untersucht worden ist.

Anders verhält es sich jedoch in den Zellen des hinteren Körperabschnittes des Tieres, in den heranreifenden Urgeschlechtszellen. Bei der Vierteilung des Kernes der Urgeschlechtszelle treten alle vier Chromosomengruppen des Kernes vollständig auseinander und bilden vier selbständige Tochterkerne (Fig. 67 u. 71). Die Kerne aller Urgeschlechtszellen des Tieres ordnen sich regelmäßig in zwei parallelen Reihen an (Fig. 67). Außerdem ist in den allerhintersten Urgeschlechtszellen bereits eine neue Teilung der Zellkerne angedeutet. Diese Teilung erfolgt, soweit man nach ihren Anfangsstadien urteilen kann, in einer

zur Längsachse des Körpers senkrecht stehenden Ebene. Urgeschlechtszellen mit acht vollkommen gebildeten Kernen habe ich jedoch nicht zu Gesicht bekommen; augenscheinlich tritt dieses Stadium für sie erst nach ihrer Ablösung von dem Tierkörper ein. Die Urgeschlechtszellen zeichnen sich demnach gleich denjenigen von *H. armatum* durch die Körnelung ihres Plasma, die intensive Färbbarkeit des Chromatins der Kerne und durch das beständige Vorhandensein mehrerer Kerne in ihnen aus.

Zum Schluß möchte ich noch auf einige interessante Erscheinungen hinweisen, welche bei dem Absterben von *H. lineare* stattfinden. Der Körper des Tieres zerfällt hierbei allmählich in seine einzelnen Zellen. Der plasmatische Zellinhalt löst sich von der Cuticula ab und nimmt eine kugelförmige Gestalt an; selbst dann, wenn die Zellen sich auf dem Teilungsstadium befanden, wo das Plasma beginnt, sich in zwei Hälften abzuschnüren, verschmilzt das gesamte Plasma beim Absterben zu einer einzigen Kugel (Fig. 71). Die hauptsächlichsten Veränderungen gehen zu dieser Zeit jedoch mit den Kernen vor sich. Aus den verschiedensten Teilungsstadien gehen dieselben alle nach und nach in das Ruhestadium über. Man kann oft an einem und demselben absterbenden Individuum eine ganze Reihe aufeinander folgender Übergangsstadien der Kerne bis zum Ruhezustand verfolgen (Fig. 70, 71 u. 72). Dabei wird vor allem die Intensität der Färbung der Chromosome stark herabgesetzt, worauf die Chromosome selbst gleichsam zu zerfließen beginnen. Dieser Vorgang ruft den Eindruck des Anschwellens eines jeden Chromosoms zu einem Bläschen, und des ganzen Kernes zu einer wabigen Masse hervor. Weiterhin rundet sich der Kern immer mehr und mehr ab und nimmt schließlich, gleich dem Plasmakörper der Zelle, die Gestalt einer regulären Kugel an. Gleichzeitig verschwinden im Kern die letzten Spuren der Chromosome, und dessen ganzes Innere nimmt einen feinwabigen Bau an. Das Chromatin liegt in Gestalt kleiner Körnchen über den ganzen Kern zerstreut. Der Kern ist von einer deutlichen Hülle umgeben; im Innern des Kernes liegt, meist exzentrisch, das Caryosom (oder deren zwei, wenn sich das Caryosom in dem sich teilenden Kern vor dessen Absterben bereits geteilt hat). Das Caryosom im ruhenden Kern ist durch viel geringere Dimensionen, als dies in dem sich teilenden Kern der Fall ist, ausgezeichnet. Die soeben beschriebenen Erscheinungen erinnern außerordentlich an die Vorgänge bei der Furchung des Eies verschiedener Seetiere, wenn man letztere in (im Verhältnis zu dem normalen umgebenden Medium) konzentrierte oder verdünnte Lösungen von NaCl, KCl und andrer Salze verbringt. Ganz in

derselben Weise wird auch die weitere Furchung der Blastomeren unterbrochen, dieselben runden sich ab und legen sogar eine Tendenz an den Tag, wieder miteinander zu verschmelzen. Die Teilungsfiguren in den Kernen verschwinden, und letztere gehen in den Ruhezustand über. Bei allen solchen experimentellen Untersuchungen sind die Veränderungen durch die Wirkung der Osmose bedingt.

Ich vermute, daß die Osmose auch bei dem Absterben von *H. lineare* die Hauptrolle spielt, und zwar durch das Verdunsten des Wassers unter dem Deckgläschen und die allmähliche Konzentration. Uns interessiert im gegebenen Falle der Umstand, daß bei der Untersuchung der absterbenden Zellen der Bau des ruhenden Kernes von *Haplozoon* klargelegt wird, während unter normalen Bedingungen der Kern sich im Zustande ununterbrochener Teilung befindet. Es wäre von großem Interesse, die Veränderungen am Kern unter analogen Bedingungen (Verdichtung oder Verdünnung des Wassers) bei gewissen Protozoen zu verfolgen, deren Kern unter normalen Bedingungen sich in schroffer Weise von dem typischen Kern der Metazoa unterscheidet; hierzu gehören z. B. die Infusorien und die Peridineen. Der Kern der Peridinea zeichnet sich sehr häufig durch äußerst regelmäßige Anordnung des Chromatins, in Gestalt untereinander paralleler Chromatinfäden, aus (besonders häufig ist ein solcher Bau des Kernes bei den Gymnodiniacea anzutreffen). Ich vermute, daß der normalerweise bei den Peridinea angetroffene Kern keine Ruhestadien aufweist. Der Kern der Peridinea befindet sich während der ganzen Lebensdauer dieser letzteren im Zustande der Teilung, und zwar in demjenigen des Spirems. Der ruhende Kern der Peridinea (dieses Stadium macht der Kern vielleicht zur Zeit der bei den Peridinea noch nicht erforschten Vorgänge der geschlechtlichen Fortpflanzung durch) kann indessen vielleicht durch Anwendung der oben angegebenen Methoden der Konzentration oder Verdünnung des Wassers künstlich hervorgerufen werden.

Allgemeiner Teil.

Bevor ich zur Besprechung der verwandtschaftlichen Beziehungen von *Haplozoon* übergehe, will ich zuvor noch bei einer Frage verweilen, welche einen mehr allgemeinen Charakter besitzt und in deren Beantwortung das hauptsächliche theoretische Interesse der von mir aufgefundenen Formen liegt. Und zwar will mir scheinen, daß der Bau und die Fortpflanzungsweise von *Haplozoon* neues Licht auf jenen Weg ergießen, auf welchem in gewissen Fällen die mehrzelligen Tiere aus den einzelligen Protozoen entstehen konnten.

Bezüglich der Frage über die Abstammung der vielzelligen Tiere haben sich die meisten Autoren in der Auffassung geeinigt, daß die Stammformen der Metazoa in Kolonien von Protozoen zu suchen sind, für welche *Volvox* als Beispiel dienen kann. Diese Kolonien bestanden ursprünglich aus durchaus homonomen Zellindividuen, welche imstande waren, alle Lebensfunktionen auszuüben. Späterhin entsteht durch Arbeitsteilung ein heteronomes Verhalten der Bestandteile der Kolonie, wobei vor allem eine Differenzierung in einen vegetativen und in einen reproduktiven Abschnitt vor sich geht: ein Teil der Zellen der Kolonie übernimmt speziell die Funktion der Fortpflanzung.

Das äußerst demonstrative Beispiel einer solchen allmählichen Differenzierung bei *Gonium*, *Eudorina*, *Pandorina* und *Volvox*, ebenso das häufige Auffinden der Blastula-Larvenform legt ein schwerwiegendes Zeugnis zugunsten der erwähnten Auffassung ab. Indem ich daher die Richtigkeit der angeführten Theorie in keiner Weise anfechte und annehme, daß die Mehrzahl der Metazoa höchstwahrscheinlich gerade auf diesem Wege entstanden ist, will ich mich nur bemühen, den Beweis dafür zu liefern, daß diese Entstehungsweise der viellzeligen Tiere aus einzelligen, nicht die einzig mögliche ist, und daß die Vielzelligkeit bei niederen Metazoa auch auf anderm Wege entstehen konnte.

Eine ähnliche Aufgabe haben sich auch einige andre Autoren gestellt, unter welchen ich speziell auf Delage, Sedgwick und Whitman hinweisen will. Alle die genannten Autoren verwerfen einerseits den Ursprung der vielzelligen Tiere von kolonialen Protozoen, anderseits halten sie auf Grund des vorhergehenden die Einteilung des Metazoenkörpers in Zellen für eine sekundäre Erscheinung und legen der Zelltheorie keine Bedeutung bei. Als treffendster Ausdruck für die Ansicht dieser Autoren können folgende Worte von Sedgwick dienen, welche er (38, S. 37) nach seiner Arbeit über *Peripatus* zitiert: „embryonic development", sagt Sedgwick, „can no longer be looked upon as being essentially the formation by fission of a number of units from a single primitive unit and the coordination and modification of these units into a harmonious whole. But it must rather be regarded as a multiplication of nuclei and a specialisation of tracts and vacuoles in a continuous mass of vacuolated protoplasma."

Indem er sich auf die in letzter Zeit nachgewiesenen protoplasmatischen Verbindungsbrücken zwischen den Zellen verschiedener Gewebe bei Tieren und Pflanzen stützt, hält Sedgwick einen jeden Organismus für ein Syncytium oder eine Art Plasmodium, in welchem zahlreiche Kerne zerstreut liegen. Als eine Bestätigung dieser Auffassung führt

SEDGWICK auch die frühen Stadien der von ihm erforschten Embryonalentwicklung von *Peripatus* an.

Das Vorhandensein feinster intercellulärer Brückchen spricht meiner Auffassung nach nicht gegen die Zellentheorie. Anderseits sind die ersten Entwicklungsstadien von *Peripatus*, wie man aus den Zeichnungen von SEDGWICK selbst ersehen kann, von diesem Autor augenscheinlich an sehr schlecht konserviertem Material untersucht worden, in welchem verschiedene Artefakte unterlaufen konnten. Außerdem ist es, meiner Ansicht nach, nicht zulässig, ein vereinzeltes Beispiel der Entwicklung irgend eines Tieres herauszugreifen, bei welchem in den ersten Entwicklungsstadien auf die Teilung der Kerne keine Furchung des Protoplasma folgt, und auf Grund dieses Beispieles eine Regel zu verwerfen, welche für die Embryonalentwicklung der Tiere als allgemein gültig angesehen werden kann. Nach dieser Regel erleidet das Ei eine Furchung in ein Häufchen von Blastomeren, deren Plasma nicht durch Brückchen miteinander in Verbindung steht; außerdem sind die Fälle durchaus nicht selten, wo die Blastomeren innerhalb des Eies sich nicht einmal berühren, was zugunsten ihrer Selbständigkeit und ihres phylogenetischen Ursprunges aus Individuen von Protozoenkolonien spricht.

Einige in neuester Zeit ausgeführte Versuche (so z. B. von LILLIE 28), welche beweisen, daß die Differenzierung der Teile und die erste anfängliche Formierung des Keimes ohne Teilung des Eies in Zellen, einzig und allein durch Teilung des Kernes erfolgen kann, können uns auch nicht von der Unrichtigkeit der Zelltheorie überzeugen und beweisen in keiner Weise den syncytialen Bau der Tiere: bei diesen Versuchen geht die Entwicklung unter äußerst künstlichen, anormalen Bedingungen vor sich (Hinzufügung von Salzen, von KCl u. a. m.).

Ebensowenig wird man auch mit DELAGE die Getrenntheit der Blastomeren für eine cänogenetische Erscheinung halten können: eine derartige Auslegung einer im ganzen Tierreich so weit verbreiteten Regel erscheint mir ganz willkürlich.

Indem DELAGE [15] den kolonialen Ursprung der Metazoen verwirft, stützt er sich auf die Hypothese des plötzlichen und gleichzeitigen Zerfalles eines einzelligen, aber vielkernigen Protozoons in viele, untereinander verbundene Zellen; dabei konnten die einen derselben zum Darmepithel werden, andre zu äußeren Deckzellen, wieder andre zu Geschlechtszellen usw. Als Beispiel nennt DELAGE das am kompliziertesten organisierte Protozoon -- das mit Mund, Schlund, Nahrungsvacuole, After, Muskelfasern usw. versehene Infusor, welches zu alledem

noch mehrkernig ist. Stellt man sich die oben erwähnte Verwandlung vor, bei welcher sich um jeden Kern herum ein Protoplasmabezirk in Gestalt einer Zelle differenziert hat, so würde sich z. B. um die oberflächlich liegenden Kerne das äußere Epithel, um die Kerne, welche den Verdauungsapparat umgeben, das Darmepithel bilden usw. Hieraus folgt, daß die Verdauung, welche früher intracellulär war, plötzlich intercellulär werden würde usw. Mit einem Worte, aus dem Protozoon bildet sich unmittelbar ein Metazoon mit allen seinen charakteristischen Merkmalen. Als Formen, welche ihrer geringen Größe und verhältnismäßig geringen Zellenzahl wegen auf eine solche Abstammung der **Metazoa** von den **Protozoa** hindeuten, betrachtet DELAGE mit Rückhalt die **Rotatoria**.

Die im allgemeinen recht wahrscheinliche und zulässige Hypothese von DELAGE konnte leider auf keinerlei streng faktischen Daten begründet werden. Die von ihm vorausgesetzte Entwicklung von *Salinella* (welche er als Ausgangspunkt betrachtet) aus dem einzelligen in ein mehrzelliges Stadium bleibt bis jetzt ganz unerforscht; ebenso hat sich sogar das Vorhandensein der *Salinella* selbst bis jetzt noch nicht bestätigt.

Mit DELAGE erkenne ich die Möglichkeit an, daß die mehrzelligen Organismen außer der kolonialen auch noch eine andre Entstehung haben können, allein ich stelle mir diese letztere in einer andern Gestalt vor. Ich vermute, daß die **Metazoa** in einigen Fällen aus einzelligen Organismen durch allmähliche und fortschreitende Teilung derselben in zwei, vier und mehr Zellen entstehen konnten, wobei diese Zellen aber nicht homonom waren, wie dies bei der Bildung von Kolonien der Fall ist, sondern sofort von Anfang an heteronom.

Demnach bestand das allereinfachste Metazoon, und zwar der zweizellige Organismus, aus zwei Zellen, welche sich durch ihre Lebensfunktionen und ihre Bestimmung untereinander unterschieden. Dieses Tier stellt also nicht etwa zwei miteinander in Verbindung stehende Zellindividuen dar, sondern ein einziges Individuum, welches sich von den Protozoen durch einen höheren Grad der Differenzierung unterscheidet und gleichsam aus zwei primitiven einzelligen Organen besteht.

Unser *Haplozoon* gibt eine gute Bestätigung meiner Annahme ab. Auf dem ersten, einzelligen Stadium seiner Entwicklung haben wir, wie ich bereits bemerkt habe, ein echtes Protozoon vor uns, welches mit Vorrichtungen zur Bewegung, Befestigung und Ernährung versehen ist. Dieses war zweifellos auch der phylogenetische Entwicklungsgang

von *Haplozoon*. Es war dies ein parasitisches Protozoon, welches sich neben der ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch Knospung, bei Eintritt der geschlechtlichen Vermehrung von den Wandungen des Darmes seines Wirtstieres losriß und gänzlich in Geschlechtsprodukte zerfiel.

Eine solche Art und Weise der geschlechtlichen Fortpflanzung erweist sich jedoch in dem Sinne als unvorteilhaft, weil der Parasit seinen Wirt ganz verlassen muß, während die auf geschlechtliche Weise von ihm hervorgebrachte Nachkommenschaft, wie bei allen Parasiten, verhältnismäßig wenig Aussicht hat in ein neues passendes Tier zu gelangen.

Höchst zweckmäßig erscheint demnach die später eingetretene Differenzierung von *Haplozoon* in zwei Teile: einen vegetativen und einen rein geschlechtlichen. Statt sich ganz von den Darmwandungen des Wirtstieres loszureißen, schnürt der Parasit die hintere Hälfte seines Körpers in Gestalt einer neuen Zelle ab, und nur diese letztere allein zerfällt in die Geschlechtsprodukte. Die hintere Zelle ist demnach niemals ein selbständiger, dem ersten einzelligen Stadium gleichwertiger Organismus gewesen; es ist dies nur ein Teil des Organismus, gewissermaßen sein Fortpflanzungsorgan. Infolge des Umstandes, daß die erste Geschlechtszelle sich nicht sofort von der Kopfzelle losreißt, ist aus dem hypothetischen einzelligen *Haplozoon* ein zweizelliger Organismus entstanden. Die weitere Komplikation eines solchen *Haplozoon* ist leicht zu begreifen. Da es für den Parasiten besonders wichtig erschien, eine möglichst große Anzahl von Geschlechtselementen zu bilden, schnürte *Haplozoon* nach der ersten Geschlechtszelle noch eine zweite, dritte, vierte usf. ab, welche sich schon früher bildeten, ehe die erste Zelle sich noch abgelöst hatte.

Ein so einfacher Prozeß führt uns direkt zu *Haplozoon lineare*, welches eine Verkörperung des soeben beschriebenen Stadiums darstellt. *H. armatum* repräsentiert eine Abweichung in der Hinsicht, daß bei ihm die Geschlechtszellen, indem sie sich selbst durch Teilung fortpflanzen, nicht in einer Linie, sondern in mehreren schrägen, untereinander parallelen Reihen angeordnet liegen, so daß sein Körper das Aussehen eines einschichtigen Plättchens annimmt. In beiden Fällen ist aus einem einzelligen Protozoon auf die oben beschriebene Weise ohne irgendwelche Bildung homonomer Kolonien ein mehrzelliger Organismus hervorgegangen.

Ich will mich nicht dabei aufhalten, wie die weitere Differenzierung von *Haplozoon* vor sich gegangen ist und auf welche Weise aus ihm höher organisierte Formen hervorgehen konnten, indem ich

Haplozoon, als einem parasitischen Organismus, keine besondere phylogenetische Bedeutung beilege.

Das Beispiel von *Haplozoon*, welches ich zur Bekräftigung meiner Hypothese anführe, bleibt nicht vereinzelt. Bei genauer Prüfung der parasitischen Protozoa kann man noch mehrere Formen ausfindig machen, welche verschiedene Übergangsstadien von einzelligen zu mehrzelligen Organismen auf dem Wege darstellen, wie er von mir schematisch an der Hand eines hypothetischen Protozoons beschrieben und in der Fig. 73, I *a—f*, abgebildet worden ist.

So sind unter den Peridineen, außer dem schon vor langer Zeit durch POUCHET (33) beschriebenen ectoparasitischen *Gymnodinium pulvisculus*, in neuester Zeit noch mehrere parasitische Formen bekannt geworden, unter welchen *Apodinium mycetoides* ein besonderes Interesse für uns bietet. Diese eigenartige, auf Appendicularien parasitierende Peridinee, ist vor nicht langer Zeit durch CHATTON (13) kurz beschrieben worden und zeigt eine etwas kompliziertere Organisation als *Gymnodinium pulvisculus*. Diese letztere Form (Fig. 73, III a) stellt eine ovale, einzellige und einkernige Peridinee dar, welche äußerlich mit einer festen Hülle umgeben ist. Vermittels eines starken pseudopodialen Stieles bohrt sich *G. pulvisculus* in die äußere Körperhülle der Salpen, der Alciopidae und noch vieler andrer pelagischer Tiere ein. Bei der Fortpflanzung reißt der ovale Körper des Tieres von dem Stiele ab und zerfällt durch aufeinander folgende Teilungen in eine Menge sehr kleiner, frei beweglicher Gymnodinien; das weitere Schicksal dieser letzteren und die Infektion eines neuen Wirtes durch sie ist noch nicht erforscht worden. *G. pulvisculus* ist demnach ein einfaches Protozoon.

In seinen jungen Stadien stellt *Apodinium mycetoides* (Fig. 73, III b) eine genaue, wenn auch bedeutend verkleinerte Kopie der oben beschriebenen Form dar. Späterhin, bei dem Eintritt der Fortpflanzungsperiode, teilt sich der Kern von *Apodinium* in zwei Tochterkerne, worauf sich auch das Plasma selbst innerhalb der Hülle mitten durchschnürt; es entstehen zwei Zellen, eine proximale, in Verbindung mit dem pseudopodialen Stiele verbleibende, und eine distale Zelle, welche frei innerhalb der Hülle liegt. Letztere platzt, worauf die distale Zelle ins Wasser fällt und dort durch fortgesetzte Teilung zahlreiche kleine Gymnodinien entstehen läßt. Inzwischen fährt die proximale Zelle fort immer neue distale Zellen von sich abzuschnüren. In einer derartigen Fortpflanzungsweise wird man unschwer die bereits früher für den hypothetischen Ahnen von *Haplozoon* beschriebene

Anpassung erkennen können, kraft deren einerseits die Infektion des betreffenden Wirtsexemplares durch den Parasiten beibehalten, anderseits aber (mit Hilfe der distalen Zellen) die Verbreitung der Art auf andre Exemplare des Wirtstieres sichergestellt wird.

Apodinium entspricht durchaus dem Stadium Ib (Fig. 73) des hypothetischen, einzelligen Vorfahren von *Haplozoon*, während *Haplozoon* selbst diese Organisationsstufe bereits überschritten hat. Die proximale Zelle entspricht der Kopfzelle von *Haplozoon* und dient gleich dieser außer der Vermehrung auch noch allen vegetativen Funktionen des Organismus. Die distale Zelle hingegen übernimmt ausschließlich die Verbreitung der Art, gleich den Urgeschlechtszellen von *Haplozoon*. Man braucht sich nur vorzustellen, die distale Zelle bliebe, statt sich sofort loszulösen, eine Zeitlang mit der proximalen Zelle in Verbindung, um das Differenzierungsstadium zu erhalten, auf welchem sich das zweizellige *Haplozoon* befindet.

Ein andres, wenn auch nicht so gut passendes Beispiel kann man unter den Sporozoa finden, und zwar bei den Gregarinen. Als Beispiel einer einzelligen und einkernigen Gregarine, welche in der Reihe a der Fig. 73 untergebracht werden kann, wähle ich die von SIEDLECKI so eingehend untersuchte *Monocystis ascidiae*. Ein der Reihe b bei den wahren Gregarinen entsprechendes Stadium ist nicht vorhanden. Etwas ähnliches findet sich jedoch bei der von CAULLERY und MESNIL (8) beschriebenen *Siedleckia nematoides*, deren verwandtschaftliche Beziehungen im Kreise der Sporozoa noch nicht genau festgestellt sind. Dieses Tier zeigt sowohl in bezug auf seine Befestigungsweise an den Darmwandungen, als auch infolge seiner Strichelung und der schlängelnden Bewegung große Ähnlichkeit mit den Gregarinen aus der Gattung *Selenidium*; ein Unterschied besteht in der Vielkernigkeit von *Siedleckia* und in deren Fortpflanzungsweise. Auch bei *Siedleckia* teilt sich der Körper bei der Fortpflanzung in einen proximalen, am Darm haften bleibenden und in einen distalen Abschnitt; letzterer enthält mehrere, bisweilen sogar recht viele Kerne, schnürt sich von dem vorderen Körperabschnitt ab und fällt in Gestalt einer besonderen Zelle in das Darmlumen. Über das weitere Schicksal der losgelösten distalen Zellen ist fast gar nichts bekannt; es steht nur fest, daß dieselben Fortpflanzungselemente darstellen. Läßt man die Vielkernigkeit von *Siedleckia* beiseite (und diese allein bildet noch kein besonders wichtiges Merkmal, indem deren beide Abschnitte immerhin den Wert einer Zelle beibehalten) und nimmt an, daß sowohl der proximale, als auch der distale Teil derselben je einen Kern enthalten, so resultiert

hieraus eine Form, welche *Apodinium mycetoides* und dem Stadium Ib des hypothetischen Protozoon durchaus entspricht.

Endlich bemerkt man im Protomerit einiger Polycystidea ein Gebilde, welches außerordentlich an einen Kern erinnert. Bei *Gregarina socialis* (aus dem Darme der Larven von *Eryx ater*) beschrieb Léger (25, S. 324) in dem Protomerit »un corps nucléoide«, welcher von viel geringerer Größe ist als der Kern. Es ist dies ein kleines Chromatinkorn, welches von einer hellen, deutlich konturierten Zone umgeben ist, und zwar kann man bei einigen Exemplaren »même distinguer une mince paroi séparant la zone claire du cytoplasme granuleux ambiant«.

Bei *Pterocephalus nobilis* aus *Scolopendra cingulata* gleicht das erwähnte Gebilde im Protomerit so sehr einem Kern, daß Léger und Duboscq es geradezu für notwendig halten »le désigner sous le nom du noyau protoméritique« (27, S. CXLII).

Es sind demnach, wenigstens bei einigen echten Gregarinen, Merkmale einer Differenzierung des Körpers in zwei Zellen — eine vordere oder proximale und eine hintere oder distale — zu bemerken. Ihrem Bau nach stehen solche Gregarinen denn auch auf der gleichen Organisationsstufe wie das zweizellige *Haplozoon* oder das Stadium Ic des hypothetischen Protozoon. Ihre proximale Zelle dient nur zur Befestigung und für andre vegetative Funktionen (an der Bildung der Sporoblasten nimmt der »noyeau protomérique« keinen Anteil), während die distale Zelle die Fortpflanzung übernimmt. Der Unterschied im Vergleich mit *Haplozoon* besteht darin, daß der proximalen Zelle (dem Protomerit) der Gregarinen eine viel weniger wichtige Bedeutung zukommt, als der Kopfzelle von *Haplozoon*. Der Protomerit stößt keine Elemente der Fortpflanzung von sich ab, sondern löst sich gemeinschaftlich mit dem viel weiter entwickelten Deutomerit vor dem Beginn der Fortpflanzung von den Darmwandungen ab.

Es ist demnach in verschiedenen Gruppen der Protozoa die Tendenz zu bemerken, von dem einzelligen Zustand zu einem vielzelligen überzugehen, und zwar durchaus nicht durch Koloniebildung, sondern durch Differenzierung des Körpers in einen vegetativen und einen rein reproduktiven Abschnitt.

In den angeführten Fällen wird eine derartige Komplikation der Organisation durch die parasitische Lebensweise hervorgerufen. Es liegen jedoch, meiner Ansicht nach, der Annahme keine Hindernisse im Wege, daß sich auch bei frei beweglicher Lebensweise in gewissen Fällen ein Zusammentreffen gewisser Bedingungen ergeben konnte,

welche zu dem gleichen Resultat, d. h. zu dem Übergang in ein mehrzelliges Stadium, führt, und zwar genau auf demselben Wege. Es erscheint demnach sehr wahrscheinlich, daß, wenn auch nicht alle, so doch einige Metazoa gerade auf dem soeben geschilderten Wege aus einzelligen Protozoen entstanden sind.

Vergleicht man eine solche Annahme mit den Hypothesen von DELAGE und SEDGWICK, so zeigt es sich, daß dieselbe vor diesen letzteren einen wichtigen Vorzug besitzt. Erstens beruht sie auf mehreren unanfechtbaren, faktischen Ergebnissen. Zweitens ist die Komplikation der Organisation nach meiner Hypothese unmittelbar mit dem Fortpflanzungsprozeß verbunden, d. h. mit der wichtigsten und grundlegendsten aller Funktionen eines Tieres, während diese Komplikation nach DELAGE plötzlich, aus irgendwelchen unbekannten Ursachen, eintritt.

Ferner widerspricht die Bildung einzelner Blastomeren im Ei und das Fehlen plasmatischer Verbindungen zwischen denselben in keiner Weise meiner Hypothese. Da die anfängliche Differenzierung stets zu einer späteren Abtrennung der rein propagativen Zellen (Urgeschlechtszellen von *Haplozoon*) von der vegetativen Zelle (Kopfzelle von *Haplozoon*) führte, so ist es durchaus verständlich, daß gerade in den ersten ontogenetischen Stadien der auf die oben angegebene Art entstandenen vielzelligen Tiere sich eine vollständige Getrenntheit der Zellen (Blastomeren) erhalten hat.

Endlich spricht gegen DELAGE auch die beständige Regelmäßigkeit der Furchung des Metazoeneies zuerst in zwei, sodann in vier, acht, 16 usw. Blastomeren, indem bei der Entstehung der Metazoa durch plötzliche Teilung eines mehrkernigen Protozoon in Zellen, eine solche Regelmäßigkeit sich nicht erklären läßt. Für meine Hypothese bietet eine solche Regelmäßigkeit in der Furchung kein Hindernis, da *H. armatum*, wie wir gesehen haben, während seiner Entwicklung und seines Wachstums nacheinander die gleichen aufeinander folgenden Stadien von ein, zwei, vier, acht, 16 usw. Zellen durchläuft.

Einige Daten aus der Embryologie der Metazoa sprechen ebenfalls zugunsten meiner Hypothese. So z. B. die sehr frühe Differenzierung der Geschlechtszellen, wie sie in den Anfangsstadien der embryonalen Entwicklung einiger Tiere beobachtet wird. Das auffallendste Beispiel für die frühe Differenzierung der Geschlechtselemente bietet *Ascaris megalocephala* (BOVERI 5), wo dieselbe bereits auf dem zweizelligen Stadium vor sich geht. Vielleicht haben wir es hier mit einer ontogenetischen Wiederholung der primären Differenzierung der

einzelligen Stammform in einen vegetativen und einen reproduktiven Abschnitt zu tun (gleich dem Verhalten, welches wir bei *Haplozoon* kennen gelernt haben).

Wie dem nun auch sein möge, ob einige Metazoa in der Tat auf dem von mir vorausgesetzten Wege aus den Protozoa entstanden sind oder nicht, so bleibt doch die Tatsache eines Entstehens vielzelliger Organismen aus einzelligen, auf anderm als dem kolonialen Wege, zweifellos bestehen.

Vieles spricht vielmehr dafür, daß außer der oben beschriebenen Entstehungsweise vielzelliger Organismen aus einzelligen auch noch andre Wege hierfür möglich sind. So können wenigstens einige in neuester Zeit bei den Sporozoa festgestellte Tatsachen nicht ohne weiteres auf die Entstehungsweise der Vielzelligkeit bei *Haplozoon* zurückgeführt werden. Im gegebenen Falle möchte ich auf die Sporenbildung bei den Myxosporidia, namentlich aber bei den Actinomyxidia hinweisen, welch letztere im Jahre 1899 von Štolc (40) entdeckt und später von Caullery et Mesnil (9) und von Léger (24) untersucht worden sind. Bei diesen Tieren, wie z. B. bei *Triactinomyzon* (Léger 24) zerfällt die Zelle, welche die Sporen hervorbringt, zuerst in zwei Zellen, deren ferneres Schicksal völlig verschieden ist. Der Kern einer dieser Zellen, und zwar der reproduktiven, vermehrt sich und ergibt zehn in einer Reihe angeordnete Kerne, von denen acht zu Kernen der Zellen werden, aus welchen später die Sporozoiten hervorgehen, zwei dagegen mit einem Teil des Protoplasma unverbraucht bleiben. Die zweite vegetative Zelle dagegen zerfällt in ein Häufchen von sechs Zellen, welche das reproduktive Syncytium umgeben und die Hülle der Spore abgeben. Diese Hülle ist heteropolar und besteht aus zwei Komplexen zu je drei Zellen. Die drei Zellen des einen Poles sind mit Nesselkapseln ausgestattet und dienen zur Befestigung an den Darmwandungen des Wirtstieres; die drei Zellen des andern Poles umhüllen die Sporozoiten. Selbst in ganz reifen Sporen sind die Kerne und die Grenzen der Deckzellen deutlich zu unterscheiden.

Im gegebenen Fall haben wir es, wenn wir von dem Gedanken abstrahieren, daß dies Gebilde die Spore eines Protozoons darstellt, ein mehrzelliges Tier vor uns, welches aus einer äußeren, epithelialen Zellschicht und darin eingeschlossenen Fortpflanzungselementen besteht. Wenn die Sporozoiten für die Copulation bestimmt sind (obwohl dagegen die Beobachtung Schröders — siehe S. 433 — spricht), so wird die Ähnlichkeit mit einem mehrzelligen Tier noch größer, und man kann dann die innere Anhäufung von Sporozoiten für einen geschlechtlichen

Komplex ansehen, welcher mit jenen den Körper der Orthonectiden anfüllenden Geschlechtszellen große Ähnlichkeit besitzt. Štolc hat den Actinomyxidia auch gerade eine solche Bedeutung beigelegt; er stellt dieselben zu den Mesozoa und hält die Deckzellen der Spore für analog dem äußeren Epithel der Dicyemidae, die innere Masse dagegen, mit den zwei Reliquat- und den acht Sporozoitkernen — der Achsenzelle der Dicyemidae, in welcher ebenfalls die Bildung neuer Keime vor sich geht.

Jedenfalls haben wir es bei den Myxosporidia und den Actinomyxidia in bezug auf die Spore mit einem typischen, mehrzelligen Körper zu tun, welcher nicht auf kolonialem Weg entstanden ist. Dafür, daß die Spore der Actinomyxidia das Umbildungsprodukt einer Kolonie ursprünglich homonomer Zellindividuen sein könne, liegen uns keinerlei Hinweise vor. Der mehrzellige Organismus (die Spore) wird aus dem einzelligen, durch Differenzierung dieses letzteren in zwei Anlagen gebildet, eine vegetative und eine reproduktive. Die Komplikation des Körpers hängt demnach auch hier (wie bei *Haplozoon*) mit dem Fortpflanzungsprozeß zusammen, erfolgt aber auf anderm Wege und wird durch andre Ursachen hervorgerufen als bei *Haplozoon*.

Eine gewisse Bedeutung in der Frage über die Entstehung der mehrzelligen Organismen kommt höchstwahrscheinlich auch solchen Formen zu, wie die kürzlich von Léger (25) beschriebene Gregarine *Taeniocystis*; diese letztere ist, gleich den andern Gregarinen, mit einem Kern versehen, allein ihr Körper ist durch zahlreiche Zwischenwände in mehrere Abschnitte zerlegt. Diese Einteilung steht im gegebenen Fall, wie Léger vermutet, in keinerlei Beziehungen zu der Fortpflanzung des Tieres. Übrigens hoffe ich, in meiner nächsten Arbeit sowohl auf die Bedeutung dieser Form, wie auch auf die Bedeutung einiger andrer Formen, wie z. B. des interessanten *Amoebidium* (Chatton, 10 u. 11), ausführlicher eingehen zu können.

Wir gehen nunmehr zur Betrachtung der verwandtschaftlichen Beziehungen von *Haplozoon* über. Vor allem ist *Haplozoon* durch viele primitive Züge in seinem Bau mit den Protozoen verknüpft. Hauptsächlich fällt die dominierende Bedeutung der Kopfzelle in die Augen, welcher sowohl die Abstoßung neuer Urgeschlechtszellen, als auch die ungeschlechtliche Vermehrung durch Knospung zufällt. Außerdem ist die Kopfzelle allein mit Organen der Bewegung, der Befestigung und der Ernährung versehen; die übrigen Zellen des Körpers sind im Gegensatz zur Kopfzelle völlig passiv und unbeweglich. Alles dieses weist auf einen verhältnismäßig vor nicht allzu langer Zeit erfolgten

Ursprung des *Haplozoon* aus einer einzelligen Stammform, und zwar auf dem oben besprochenen Wege, hin. Die Kopfzelle wird in diesem Fall als Prototyp des vermutlichen Vorgängers von *Haplozoon* dienen müssen. Es fragt sich nun, welche Protozoen die meiste Ähnlichkeit mit *Haplozoon* aufweisen und als dessen Stammform gelten können?

Indem ich die Rhizopoda und Infusoria unberücksichtigt lasse, welche zuwenig gemeinsame Punkte für die Vergleichung mit *Haplozoon* aufweisen, will ich nur dessen Beziehungen zu einigen Sporozoa (und zwar speziell zu den Gregarinida) und zu einigen Flagellata (und zwar zu den Peridinea und den Cystoflagellata) besprechen.

Zwischen dem einzelligen Stadium von *Haplozoon* und vielen darmbewohnenden Formen von Gregarinen sind nicht wenig gemeinsame Züge des Baues zu bemerken. Der Körper ist bei diesen, wie bei jenen, mit einer dünnen Cuticula bekleidet; letztere zeigt bei *Haplozoon*, wie auch bei den meisten Gregarinen, eine (wenn auch nicht so regelmäßige) Längsstrichelung. Auch die Muskelfasern sind für beide Tiergruppen gemeinsame Gebilde. Pseudopodiale Fäden sind in so stark entwickeltem Zustande, wie bei *Haplozoon*, bei den Gregarinen nicht anzutreffen, allein einige Andeutungen auf eine Pseudopodienbildung sind doch vorhanden. So findet sich bei der von Siedlecki (39) beschriebenen *Monocystis ascidiae* am vorderen Körperende in der Cuticula eine Öffnung, aus welcher ein nackter Höcker von hyalinem Plasma, d. h. eine kleine, schwach entwickelte Pseudopodie vorgestülpt wird.

Der ruhende Kern von *Haplozoon* ist, soweit man nach den anormalen Kernen von *H. lineare* urteilen kann, wie bei den Gregarinen bläschenförmig. Das Caryosom ist, wie das Caryosom der Eizellen und der Gregarinen, von beträchtlicher Größe und enthält Vacuolen.

Anderseits unterscheidet sich *Haplozoon* durchaus von den Gregarinen durch den Besitz eines Stiletts, die Teilungsweise seines Kernes, die ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Knospung und die Abstoßung von Urgeschlechtszellen.

Die Kernteilung erinnert, wie dies oben beschrieben wurde, am meisten an *Noctiluca*; weder die Bildung eines doppelten, von einer Längsfurche durchschnittenen Chromatinbechers noch die Anwesenheit von Polsphären ist bei den Gregarinen beschrieben worden.

Die ungeschlechtliche Fortpflanzung ist zwar in neuester Zeit für einige Monocystidea beschrieben worden [Léger, Dogiel, Brazil], allein in allen zur Untersuchung gelangten Fällen erfolgt dieselbe durch Schizogonie, nicht aber durch äußere Knospung. Endlich finden wir bei den Gregarinen nichts derartiges, was auch nur im entfernten an

die Fortpflanzung von *Haplozoon* durch Urgeschlechtszellen erinnern könnte. Alle diese äußerst wichtigen Unterschiede veranlassen mich, die Voraussetzung fallen zu lassen, als könne *Haplozoon* von den Sporozoa abstammen.

Viel leichter ist dagegen ein innigerer Zusammenhang zwischen *Haplozoon* einerseits und den Peridinea und den Cystoflagellata anderseits festzustellen. Besonderes Interesse beanspruchen in dieser Hinsicht die parasitischen Peridineen, wie *Gymnodinium pulvisculus* und *Apodinium mycetoides*. Der Körper ist sowohl bei *Haplozoon* als auch bei den meisten Peridineen von einer Cuticula umgeben. Eine Längsfurchung der Cuticula ist bei den Peridineen allerdings nicht vorhanden, allein es ist dies kein wichtiges Merkmal, um so mehr als die Cuticula oder der Panzer der Peridineen die allerverschiedenartigsten Skulpturen aufweist. Als eine der Formen dieser Struktur kann man denn auch die Längsfurchung auffassen.

Was die pseudopodialen Gebilde betrifft, so wurden dieselben in verschiedener Gestalt bei den Peridineen beobachtet. Vor allem wurde von SCHÜTT ein extramembranöses Plasma bei *Podolampas* (37) beschrieben. Ferner sind von O. ZACHARIAS (42) typische, verästelte Pseudopodien beschrieben worden, welche bei dem freilebenden *Gymnodinium palustre* aus der Geißelspalte austreten und zum Ergreifen der Nahrung dienen. Von hier aus können wir zu dem plasmatischen, am Ende verästelten Stiel der parasitischen Peridineen übergehen; es sind dies modifizierte Pseudopodien, welche zur Befestigung und zum Aussaugen der Nahrung aus dem Wirtstiere dienen. Die Pseudopodien von *Haplozoon* können dem pseudopodialen Stiel von *Gymnodinium pulvisculus* und *Apodinium mycetoides* durchaus gleichgestellt werden. Ein Hindernis ergibt bei der Vergleichung jedoch wiederum das Stilett. Ein demselben durchaus entsprechendes Gebilde ist bei den Peridinea nicht zu finden, obgleich einige Bestandteile der Peridineenzelle mit einem Stilett in Zusammenhang gebracht werden können. Erstens kann man das Stilett von den Nesselkapseln ableiten, welche bei einigen Peridinea (*Polykrikos*, *Gymnodinium armatum*) anzutreffen sind, und zwar um so mehr, als der Faden der Nesselkapsel, wie uns das Beispiel der Sporen der Myxosporidia zeigt, bisweilen zur Befestigung an den Darmwandungen des Wirtes dient. Allein diese Annahme erscheint mir viel weniger wahrscheinlich als die andre, wonach der Ursprung des Stilettes auf die von SCHÜTT (37, S. 87—89) bei *Podolampas bipes* und einigen andern Peridineenarten beschriebenen »Stäbchen-« und »Fadenbündel« zurückzuführen ist. Die »Faden-

bündel« stellen Bündel dünner Fasern oder Nadeln dar, welche bei dem Absterben des Tieres aus dem Körper herausgeschleudert werden können (was in analogen Fällen auch mit der Nadel von *Haplozoon* der Fall ist). Mit einem gewissen Grad von Wahrscheinlichkeit wird man annehmen können, daß bei dem Übergang der Tiere zu einer parasitischen Lebensweise die oben erwähnten Nadeln die Funktion der Befestigung des Körpers an den Darmwandungen übernommen haben.

Bei der mehr primitiven Art, *Haplozoon lineare*, sind gleich den »Fäden« bei den Peridineen noch sehr viele Nadeln vorhanden, bei dem komplizierter gebauten *H. armatum* bleibt im Gegenteil nur die eine Nadel des Stilettes erhalten, welche dafür aber viel größer wird.

Ferner erinnert die Art und Weise der Kernteilung bei *Haplozoon* außerordentlich an den gleichen Prozeß bei *Noctiluca miliaris*, einem Vertreter der den Peridineen so nahe stehenden Cystoflagellata. Infolge der Anwesenheit einer großen Anzahl sehr dünner, fadenförmiger Chromosome erinnert sie, wenn auch in nur geringerem Maße, ebenfalls an die Kernteilung bei den Peridineen selbst.

Außerdem sind auch die ununterbrochene Teilung des Kernes, sowie das lange Ausbleiben eines Ruhezustandes, charakteristische Merkmale sowohl für die freilebenden Peridinea, wie z. B. *Gymnodinium lunula* (Dogiel 17), als auch für deren parasitische Formen, wie *G. parasiticum*, *G. pulvisculus*, *Apodinium mycetoides* und einige andre.

Eine ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Knospung ist bei den Peridineen selbst noch nicht beobachtet worden. Bei *Noctiluca* ist eine Knospung vorhanden, allein hier bringt das Mutterindividuum auf einmal Hunderte von Knospen hervor, worauf es zugrunde geht, was bei *Haplozoon* nicht der Fall ist. Dafür haben wir in der Fortpflanzung von *Gymnodinium pulvisculus* und *Apodinium mycetoides* einen Vorgang, welcher der Bildung der Urgeschlechtszellen entspricht. Bei *G. pulvisculus* reißt das ganze Tier von dem pseudopodialen Stiel ab und repräsentiert demnach eine einzige große Urgeschlechtszelle; letztere bringt durch Teilung eine Menge (geschlechtlicher ?) Elemente der Fortpflanzung — kleine Gymnodinien — hervor. Bei *A. mycetoides* löst sich von der proximalen Zelle, welche wir bereits mit der Kopfzelle verglichen haben, periodisch je eine Urgeschlechtszelle ab, welche ebenfall kleine (geschlechtliche) Gymnodinienindividuen ergibt. Der ganze Unterschied zwischen *Haplozoon* und *Apodinium* besteht demnach darin, daß letzteres stets ein einzelliger Organismus bleibt, indem seine Urgeschlechtszelle sofort nach ihrer Bildung abfällt, während

Haplozoon bereits eine höhere Stufe der Organisation erreicht hat und mehrzellig geworden ist.

Den einzigen wesentlichen Unterschied zwischen *Haplozoon* und den Peridinea bildet das Vorhandensein von Muskelfasern bei ersterem. Ich vermute, daß die Erwerbung eines für die Peridinea so unbekannten Organs der Bewegung in Abhängigkeit vom Übergang zur parasitischen Lebensweise, sowie den hiermit verbundenen Verlust der Geißeln (wenigstens für die entoparasitische Periode des Entwicklungscyclus) erfolgen konnte. Auf Grund der oben angeführten allgemeinen Merkmale glaube ich, daß wir die Stammform von *Haplozoon* unter den Peridinea suchen müssen; ich halte es geradezu für sehr wahrscheinlich, daß die Fortpflanzungselemente, in welche die Urgeschlechtszellen zerfallen, die Gestalt von Gymnodinien besitzen. Die Zukunft wird zeigen, ob diese Annahme richtig ist, allein auch ohne dieselbe anzuerkennen, kann man zwischen *Haplozoon* und den Peridinea genügend gemeinsame Züge finden, welche sie einander nähern.

Wenn wir nunmehr zu den Mesozoa übergehen, sehen wir, daß es auch unter ihnen Formen gibt, deren Beziehungen zu *Haplozoon* eine sorgfältige Prüfung verdienen. Die Gruppe der Mesozoa wurde in letzter Zeit beträchtlichen Veränderungen unterworfen. Einerseits wurde sie stark eingeschränkt, und zwar durch Ausscheidung einiger ihr irrtümlicherweise zugeteilten Formen, wie *Pemmatodiscus* (wahrscheinlich die Gastrula einer Meduse) und *Trichoplax* (welcher nach den Untersuchungen von KRUMBACH (22) die Planula der Meduse *Eleutheria* darstellt). Anderseits wurde die Gruppe durch neue Formen bereichert, indem ŠTOLC die Actinomyxidia und NERESHEIMER zwei kürzlich von ihm entdeckte Arten der Gattung *Lohmanella* (30) zu den Mesozoa stellte. Den Kern der Gruppe endlich bilden, abgesehen von der zweifelhaften *Salinella*, die Dicyemidae und die Orthonectidae.

Das größte Interesse ihrer Ähnlichkeit mit *Haplozoon* wegen beansprucht von allen diesen Formen *Lohmanella*. Dieses Tier parasitiert in der Genitalhöhle verschiedener *Fritillaria*-Arten; es ist dies nach NERESHEIMER ein vielzelliger, plasmatischer Schlauch, welcher vorn nackt ist und mehrere dicke Pseudopodien besitzt, von allen übrigen Seiten hingegen von einer Cuticula umgeben wird. Im Innern des sackförmigen Körpers befindet sich eine geräumige Höhle, während die Wandungen des Sackes aus einer Schicht von Zellen bestehen, welche ein Epithel bilden. Die Pseudopodien dienen zum Aufsaugen von Nahrung aus dem Körper des Wirtstieres. Mit zunehmendem

Wachstum werden von dem Sacke zuerst ein, dann mehrere Segmente abgeschnürt, welche unter einer gemeinsamen Cuticula mit dem Sacke im Zusammenhang bleiben (Fig. 73, II f). Ein jedes Segment besitzt natürlich ebenfalls die Gestalt eines hohlen Sackes mit wandständigem Protoplasma. Diese hinteren Segmente bezeichnet Neresheimer als »Blastoformien«. Nachdem einige Blastoformien zur Ausbildung gekommen sind, lösen sie sich von dem Körper des Parasiten ab und gelangen aus der *Fritillaria* nach außen. Es sind dies Elemente der Fortpflanzung, deren ferneres Schicksal jedoch noch nicht erforscht worden ist. Der vordere Teil des Körpers mit den Pseudopodien ist nach der Ablösung der Blastoformien augenscheinlich zu weiterem Wachstum und zur Bildung neuer Segmente befähigt.

Indem Neresheimer die systematische Stellung von *Lohmanella* bespricht, hält er dieselbe mit *Amoebophrya* (einem Parasiten von Radiolarien und *Sticholonche*) für auf dem Blastulastadium stehende Organismen und vereinigt beide zu einer Gruppe der Blastuloidea. Die Blastuloidea stellen nach Neresheimer eine der drei Gruppen dar, in welche die Mesozoa zerfallen; die zweite und die dritte Gruppe derselben bilden die Planuloidea (Dicyemidae und Orthonectidae) und die Mesenchymia (*Trichoplax*, *Treptoplax*).

Ein grundlegendes Merkmal für alle Mesozoa erblickt Neresheimer darin, daß dieselben in ihrem Bau noch nicht das Stadium der Gastrula erreicht haben, während alle Metazoa dieses Stadium bereits überschritten haben.

Indem ich die Diskussion einer Berechtigung dieser Annahme einstweilen beiseite lasse, muß ich bemerken, daß meiner Ansicht nach schon die Deutung selbst von *Lohmanella* durch Neresheimer eine ganz irrtümliche ist. Und zwar stellt diese Form nicht etwa eine Reihe mehrzelliger, blastulaartiger Segmente dar, sondern sie besteht einfach, gleich *Haplozoon*, aus einer Reihe mehrkerniger und eine Höhlung enthaltender Zellen. Das vordere, mit Pseudopodien versehene Segment von *Lohmanella* entspricht der Kopfzelle von *Haplozoon*. Eine solche Deutung begründe ich auf folgenden Betrachtungen: 1) Neresheimer selbst sagt aus, daß er eine Mehrzelligkeit von *Lohmanella* nur an lebendem Material beobachtet hat, während er an fixiertem, trotz Anwendung der verschiedenartigsten Methoden, kein einziges Mal Grenzen zwischen den einzelnen Zellen bemerken konnte. Ich selbst habe nur ein einziges Exemplar von *Lohmanella* untersuchen und fixieren können, und habe an demselben keinerlei Anzeichen für eine Zusammensetzung aus mehreren Zellen gefunden. 2) Gegen die

Vielzelligkeit eines jeden Segmentes spricht auch der Umstand, daß bei dem Absterben von *Lohmanella* die einzelnen Segmente nicht in die sie angeblich zusammensetzenden Zellen zerfallen; wenigstens erwähnt der Autor dieses Umstandes nicht, und auch an dem von ihm abgebildeten absterbenden Exemplar ist ein derartiger Zerfall nicht zu bemerken. Und doch ist ein Zerfallen in einzelne Zellen (wie bereits bemerkt) sehr charakteristisch für die meisten niederen, mehrzelligen Organismen: die Dicyemidae, Orthonectidae, *Salinella*, *Haplozoon*. Anderseits lösen sich die Blastoformien von *Lohmanella* nach Neresheimer sehr leicht untereinander wie auch von dem vorderen Segment ab; auf Grund des vorhergesagten veranlaßt gerade dieser Umstand, denselben die Bedeutung von einzelnen vielkernigen Zellen beizulegen. 3) Endlich sagt Neresheimer, indem er *Lohmanella* und *Amoebophrya* miteinander vergleicht, daß auch letztere nach seinen Beobachtungen aus zahlreichen, in einem einschichtigen Epithel angeordneten Zellen besteht. Ich selbst habe *Amoebophrya* sowohl intra vitam als auch in fixiertem Zustand untersuchen können und bin zu der Überzeugung gekommen, daß hier keine Vielzelligkeit vorliegt: es ist dies einfach eine einzige Zelle mit vielen Kernen. Der gleichen Ansicht sind auch die übrigen Autoren, welche *Amoebophrya* untersucht haben, und zwar Koeppen (21) und Borgert (3); letzterer hat dieses Tier sogar an der Hand von Schnitten untersucht.

Lohmanella steht demnach durchaus nicht auf dem Stadium einer Blastula, sondern sie entspricht ihrer Organisation nach vielmehr *Haplozoon*. Ihre Blastoformien entsprechen den Urgeschlechtszellen von *Haplozoon*. Eine Vielkernigkeit der Urgeschlechtszellen beobachtet man auch bei *Haplozoon* (bis zu acht Kernen); bei *Lohmanella* ist dieselbe nur noch stärker ausgesprochen. Was die Höhlungen der Segmente von *Lohmanella* betrifft, so kann man derartige Höhlen auch bei einzelligen Organismen finden, so z. B. bei vielen Peridinea, unter den Flagellata und bei dem interessanten *Blastulidium* (Perez 31 u. 32) unter den Sporozoa.

Indem *Lohmanella* demnach aus einer Kopfzelle besteht, welche periodisch einige mit ihr im Zusammenhang bleibende Urgeschlechtszellen abstößt, zeigt diese Form eine außerordentliche Ähnlichkeit mit *H. lineare*. Es drängt sich jedoch die Frage auf, ob die beiden genannten Formen wirklich miteinander verwandt sind, oder ob die zwischen ihnen bestehende Ähnlichkeit nur eine Convergenzerscheinung, hervorgerufen durch übereinstimmende (parasitische) Lebensweise, darstellt.

Es ist sehr schwer, diese Frage zu beantworten, bevor die

Einzelheiten des Baues von *Lohmanella* näher bekannt geworden sind; so bleibt z. B. der Bau der Kerne und deren Teilung bei *Lohmanella* einstweilen völlig unbekannt, da die Fixierung des untersuchten Materiales offenbar eine sehr schlechte war. Bis zur Aufklärung dieser fraglichen Punkte wird *Lohmanella* einerseits mit *Haplozoon* in Verbindung gebracht werden können. In diesem Fall wird man zugeben müssen, daß dieselbe in manchen Beziehungen in höherem Maße als *Haplozoon* Züge der Peridinea beibehalten hat: bei *Lohmanella* bleibt die umfangreiche centrale Höhlung erhalten, welche so häufig bei verschiedenen Vertretern der Peridinea anzutreffen ist. Anderseits steht *Lohmanella* den Sporozoa nahe, und zwar speziell dem von PEREZ (31 u. 32) in den Eiern von Daphnien entdeckten merkwürdigen *Blastulidium poedophtorum*. Dieser Parasit hat das Aussehen einer hohlen, einzelligen, aber vielkernigen Kugel, welche bei der Fortpflanzung in eine Menge einkerniger Zellen — die Sporen — zerfällt. Die Kugel kann neue Kugeln von sich abschnüren, welche einige Zeit hindurch mit ihr im Zusammenhange bleiben; letztere könnten den Segmenten oder Blastoformien von *Lohmanella* gleichgestellt werden.

Die übrigen Vertreter der Mesozoa weisen keinen unmittelbaren Zusammenhang mit *Haplozoon* auf.

Dasselbe gilt natürlich auch für die Beziehungen von *Haplozoon* zu den Metazoa. Man wird einige Analogien zwischen der Fortpflanzung von *Haplozoon* und derjenigen einiger höher stehenden Tiere (z. B. der Cestodes, wovon schon oben die Rede war) aufstellen können, aber auch nichts weiter. Alle solche Analogien lassen sich durch Convergenzerscheinungen erklären, nicht aber durch verwandtschaftliche Beziehungen. *Haplozoon* steht den Protozoa viel näher als den Metazoa.

Nach der vorstehenden, eingehenden Besprechung der systematischen Stellung von *Haplozoon*, halte ich es für am meisten begründet, diese Form zu den Mesozoa zu stellen. Einerseits zeigt sie keinerlei direkten Zusammenhang mit den Metazoa; anderseits ist die Abstammung des *Haplozoon* von den Peridinea und dessen Verwandtschaft mit dieser Gruppe der Protisten, so sehr dieselben mir auch wahrscheinlich vorkommen, einstweilen doch noch unbewiesen. Dabei steht *Haplozoon*, obwohl es seinem Bau nach einen Zusammenhang mit den Protozoa aufweist, doch bedeutend höher als diese: sein Körper besteht aus einer großen Anzahl heteronomer Zellen, von welchen indessen die eine eine dominierende Stellung einnimmt (ein auf die Protozoa hindeutendes Merkmal).

Unter den Mesozoa müssen die von mir beschriebenen Formen eine besondere Gruppe bilden; die Notwendigkeit, eine neue Gruppe für dieselben aufzustellen, wird noch durch den Umstand verschärft, daß *H. armatum* und *H. lineare* nicht die einzigen Vertreter der Gattung *Haplozoon* darstellen. Während der Abfassung der vorliegenden Arbeit ist es mir gelungen, noch einige *Haplozoon*-Arten zu finden, deren Beschreibung den Gegenstand meiner nächsten Arbeit abgeben soll. Wir haben es hier demnach mit einer ziemlich umfangreichen Abteilung ganz neuer parasitischer Formen zu tun. Ich schlage vor, alle Vertreter von *Haplozoon* und vielleicht auch *Lohmanella*, wenn deren Bau meiner Deutung entsprechen sollte, den Mesozoa in Gestalt einer besonderen Gruppe der Catenata zuzuzählen. Diese Gruppe ist gleichwertig den Gruppen der Mesocoelia und Mesogonia (nach Delage), den übrigen Vertretern der Mesozoa. Den Namen Catenata habe ich aus dem Grunde gewählt, weil der Körper sowohl bei *Haplozoon* als auch bei *Lohmanella* stets aus einer Reihe oder Kette von Abschnitten besteht, welche am vorderen Ende neugebildet, am hinteren dagegen abgestoßen werden. Diese Abschnitte können entweder eine einzige Zelle (*H. lineare*) oder eine ganze Reihe von Zellen (*H. armatum*) darstellen. Welches die Bedeutung eines jeden Abschnittes nun auch sein mag, so erscheint doch der Körper des Tieres stets mehr oder weniger deutlich segmentiert. Auf dieses gemeinsame Merkmal soll durch den Namen der Gruppe denn auch hingewiesen werden. Sollte es gelingen den unmittelbaren Zusammenhang zwischen *Haplozoon* und den Peridinea, festzustellen, so wäre es sogar vielleicht besser für diese Gruppe die Bezeichnung Metaperidinea (ebenso die Bezeichnung Metasporidia für die Actinomyxidia) aufzustellen.

St. Petersburg, im Oktober 1907.

Literaturverzeichnis.

1. Ed. van Beneden, Recherches sur les Dicyemides, survivants actuels d'un embranchement des Mesozoaires. Bull. Acad. Belgique (2), Vol. XLI. p. 1160—1205; Vol. XLII. p. 35—97. Taf. I—III. 1876.
2. — Contribution à l'histoire de Dicyemides. Arch. de Biologie. Vol. III. 1882. p. 195—228. Taf. VII, VIII.
3. A. Borgert, Beiträge zur Kenntnis des in Sticholonche zanclea und Acanthometridenarten vorkommenden Parasiten. Diese Zeitschr. Bd. LIII. 1897. p. 141—186. Taf. VIII.

4. C. Bortolotti, Sviluppo e propagazione delle Opalinine parassite del Lombrico. Monit. Zool. Italiano. Anno XIII. 1902.
5. Th. Boveri, Die Entwicklung von Ascaris megalocephala mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse. Festschr. f. C. v. Kupffer. Jena 1899.
6. L. Brazil, Recherches sur le cycle évolutif des Selenidiidae. I. Arch. für Protistenkunde. VIII. 1907. p. 370—397. Taf. XV.
7. G. Calkins, Mitosis in Noctiluca miliaris and its bearing on the nuclear relations of the Protozoa and Metazoa. Journ. of Morphology. Vol. XV. 1899. p. 711—770. Taf. XL—XLII.
8. M. Caullery et F. Mesnil, Sur quelques parasites internes des Annélides. Travaux d. Station Wimereux. T. IX. 1899. p. 80—99.
9. — — Sur les affinités des Actinomyxidies. C. R. des Séances et Mém. Soc. Biol. T. LVI. 1904. p. 410—412.
10. E. Chatton, Sur la biologie, la spécification et la position systématique des Amoebidium. Arch. Zool. Expérim. Notes et Revue. (4) T. V. No. 1. 1906. p. XVII—XXX. 8 Fig.
11. — La morphologie et l'évolution de l'Amoebidium recticola, nouvelle espèce commensale des Daphnies. Arch. Zool. Expérim. Notes et Revue. (4) T. V. No. 2. 1906. p. XXXIII—XXXVIII. 4 Fig.
12. — Les Blastodinides, ordre nouveau de Dinoflagellés parasites. C. R. de l'Acad. Sciences Paris. T. CXLIII. 1906. p. 981—983. 4 Fig.
13. — Nouvel aperçu sur les Blastodinides (Apodinium mycetoides n. g. n. sp.). C. R. de l'Acad. Sciences Paris. 1907. p. 3. 8 Fig.
14. Cuénot, Recherches sur l'évolution des Grégarines. Archives de Biol. Vol. XVII. 1901. p. 581—653.
15. Y. Delage, La conception polyzoïque des êtres. Revue Scientifique. T. V. 1896. p. 641—653. Fig. 80—92.
16. F. Doflein, Zur Morphologie und Physiologie der Kern- und Zellteilung. Zool. Jahrb. Abt. Anatomie Bd. XIV. 1900. p. 1—60. Taf. I—IV.
17. V. Dogiel, Beiträge zur Kenntnis der Peridineen. Mitteil. aus d. Zool. Stat. zu Neapel. Bd. XVIII. 1906. p. 1—45. Taf. I—II.
18. J. Frenzel, Untersuchungen über die mikroskopische Fauna Argentiniens. Arch. für Naturg. 58. Jahrg. 1982. p. 66—97. Taf. VII.
19. C. Ishikawa, Further observations on the nuclear division of Noctiluca. Journ. Coll. Scienc. Japan. Vol. XII. 1899. p. 243—262. Taf. XIX.
20. Ch. Julin, Contribution à l'histoire des Mésozoaires. Recherches sur l'organisation et le développement embryonnaire des Orthonectides. Arch. de Biologie. Vol. III. 1882. p. 1—54. Taf. I—III.
21. N. Koeppen, Amoebophrya sticholonchae nov. gen. et sp. Zool. Anz. Jahrg. XVII. 1894. p. 417—424.
22. T. Krumbach, Trichoplax, die umgewandelte Planula einer Hydromeduse. Zool. Anz. Bd. XXXI. 1907. p. 450—454.
23. L. Léger, Sur un nouveau Sporozoaire des larves de Diptères. C. R. de la Soc. Biol. Paris, T. LII. 1900. p. 868—870.
24. — Sur la sporulation du Triactinomyxon. ibid. T. LVI. 1904. p. 844—846. 4 Fig.
25. — Étude sur Taeniocystis mira Léger, gregarine métamérique. Arch. f. Protistenkunde. Bd. VII. 1906. p. 307—329. Taf. XII—XIII. Fig. A—F.

26. L. Léger, Les Schizogregarines des Trachéates. I. Le genre Ophryocystis. Arch. f. Protistenkunde. Bd. VIII. 1907. p. 160—202. Taf. V—VIII.

27. — et O. Duboscq, La reproduction sexuée chez Pterocephalus. Arch. Zool. Expérim. (4) Vol. 1. 1903. p. CXLI—CXLVII. 11 Fig.

28. F. Lillie, Differentiation without cleavage in the egg of the Annelid Chaetopterus pergamentaceus. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. XIV. 1902. p. 477—500. Taf. XXVII—XXVIII.

29. F. Monticelli, Adelotacta zoologica. Mitteil. Zool. Stat. zu Neapel. Bd. XII. 1895. S. 432—463. Taf. XIX—XX.

30. E. Neresheimer, Über Lohmanella catenata. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXVI. 1904. S. 137—166. Taf. X—XI, 6 Fig.

31. Ch. Perez, Sur un organisme nouveau (Blastulidium poedophtorum) parasite des embryons des Daphnies. C. R. de la Soc. de Biologie. T. LV. 1903.

32. — Nouvelles observations sur le Blastulidium poedophtorum. ibid. T. LVIII. 1905.

33. G. Pouchet, Nouvelle contribution à l'histoire des Péridiniens marins. Journ. Anat. Physiologie. Paris. T. XXI. 1885. p. 28—88. Taf. II—IV.

34. F. Schaudinn, Generations- und Wirtswechsel bei Trypanosoma und Spirochäte. Arb. Reichsgesundheitsamts. Bd. XX. 1904. S. 387—439. 20 Fig.

35. O. Schröder, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Myxosporidien. Verhandl. d. Naturhist. Mediz. Vereins zu Heidelberg. N. F. Bd. VIII. 1907. p. 455—466. 22 Fig.

36. F. E. Schulze, Über Trichoplax adhaerens. Abhandl. d. Königl. Akad. d. Wissensch. Berlin. 1891. p. 1—23. 1 Taf.

37. F. Schütt, Die Peridineen der Plankton-Expedition. Ergebnisse d. Plankton-Expedition d. Humboldt-Stiftung. Bd. IV. 1895. 170 p. 27 Taf.

38. A. Sedgwick, On the inadequacy of the cellular theory of development and on the early development of nerves, particularly of the third nerve and of the sympathetic in Elasmobranchii. Quart. Journ. Micr. Science (2) Vol. 37. 1894—95. p. 87—101.

39. M. Siedlecki, Über die geschlechtliche Vermehrung der Monocystis ascidiae. Bull. Internation. de l'Acad. d. Sciences d. Cracovie. 1899. S. 515—537.

40. A. Štolc, Actinomyxidia, nova skupina Mesozou příbuzná Myxosporidiím. Rozpravy Česke Akad. Frant. Josefa. (2) VIII. No. 22. 1899. 12 p. 3 Taf.

41. C. Whitman, The inadequacy of the cell-theory of development. Journ. of Morphology. VIII. 1893. p. 639—658.

42. O. Zacharias, Über Pseudopodienbildung bei einem Dinoflagellaten. Biol. Centralbl. Bd. XIX. 1899. S. 141—144. 9 Fig.

In diesem Aufsatz konnte die wertvolle Arbeit von Neresheimer über die Fortpflanzung der *Opalina* leider nicht berücksichtigt werden, welche 1907 im »Archiv für Protistenkunde« erschienen ist.

Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Zeichnungen, mit Ausnahme der schematischen, sind mit Hilfe des Abbéschen Zeichenapparates angefertigt worden. Zur Verwendung kamen hierbei die Kompensationsoculare 4 und 8 und die Objektive Seibert. Apochrom. 8 mm und Zeiss. Homog. Immersion. 2 mm.

Hauptsächlichste Abkürzungen der Bezeichnungen auf den Figuren:

C, Centrosom;
Chr, Chromosome;
d, dorsale Seite;
incl, Einschlüsse;
K, Kern;
Kk, Kernkörper;
Km, Kernmembran;
Kn, Knospe;
Kz, Kopfzelle;
Mf, Muskelfibrillen;
ps, Pseudopodien;
Psph, Polsphäre;
Zf, Zugfasern.
st, Stilett;
st', Reservestilett;
Ugz, Urgeschlechtszelle;
v, ventrale Seite;
vchr, Verbindungschromosome;

Tafel XXVI.

Alle Figuren beziehen sich auf *Haplozoon armatum*.

Fig. 1. Einzelliges Exemplar. × 1200.

Fig. 2. Dasselbe. × 450.

Fig. 3. Beginn der Teilung eines einzelligen Individuums; absterbendes Exemplar mit fast überall abgelöster Cuticula. × 450.

Fig. 4. Zweizelliges Stadium. × 450.

Fig. 5. Vierzelliges Exemplar. × 450.

Fig. 6. Achtzelliges *Haplozoon*. × 450.

Fig. 7. Weiteres Stadium des Wachstums. In der letzten schrägen Reihe sind statt acht nur zwei Zellen übrig geblieben; die übrigen haben sich in Urgeschlechtszellen verwandelt und vom Körper abgelöst. × 450.

Fig. 8. Vielzelliges Exemplar. × 450.

Fig. 9. Dasselbe. Die vier Urgeschlechtszellen, welche die letzte schräge Reihe des Körpers ausmachen, haben sich schon beinahe ganz vom Körper abgelöst. × 450.

Fig. 10. Schema für die Anordnung der Zellen des *Haplozoon*-Körpers in schräge Reihen.

Fig. 11. Aus 56 Zellen bestehendes Exemplar. × 450.

Fig. 12. Ein Exemplar, bei welchem das hintere Körperende infolge der Verlagerung von Zellen doppelt erscheint. × 450.

Fig. 13. Ein Exemplar, welches eine scheinbar einreihige Anordnung der Zellen zeigt. × 450.

Fig. 14. Krüppelhaftes Exemplar. × 450.

Fig. 15. In Knospung begriffenes Individuum; Beginn der Knospung. × 1200.

Fig. 16. Dasselbe; weiteres Stadium. × 1200.

Fig. 17. Dasselbe; noch späteres Stadium. × 450.

Fig. 18. Von dem Körperende eines *Haplozoon* abgefallene Urgeschlechtszellen. × 450.

Fig. 19. Vorderende der Kopfzelle; ein Teil der Pseudopodien ist ausgestreckt, der andre ist zu plasmatischen Kolben verschmolzen. × 1200.

Fig. 20. Kopfzelle; die sich zurückziehende Pseudopodie bildet mehrere Anschwellungen. × 450.

Fig. 21. Ein Teil des Körpers von *Haplozoon* zur Demonstrierung der gestrichelten Cuticula. × 1200.

Fig. 22. Hinteres Körperende eines Exemplares mit problematischen Fortsätzen. × 1200.

Die Figuren 1—9 und 11—22 sind nach lebenden *Haplozoon* gezeichnet.

Fig. 23. Einzelliges Exemplar. FLEMMINGsches Gemisch; Safranin. × 1200.

Fig. 24. Kopfzelle. Sublimat; Hämalaun. × 1200.

Fig. 25. Kopfzelle, welche durch eine schräge Zwischenwand in zwei Zellen geteilt wird. Sublimat; Hämalaun. × 1200.

Tafel XXVII.

Die Figuren 26—47 beziehen sich auf *H. armatum*, die Zeichnungen 48—58 auf *H. lineare*.

Fig. 26. Zweizelliges Individuum. FLEMMINGsches Gemisch; Safranin. × 1200.

Fig. 27. Vielzelliges Exemplar; in den Urgeschlechtszellen ist das Chromatin viel intensiver gefärbt als in dem vorderen Teil des Körpers. FLEMMINGsches Gemisch; Safranin. × 450.

Fig. 28. Vorderende eines in der Knospung begriffenen Individuums. FLEMMINGsches Gemisch; Safranin. × 1200.

Fig. 29. Schema für die Teilung des Kernes von *H. armatum*.

Fig. 30 *a*—*c*. Kernteilung. FLEMMINGsches Gemisch; Pikrokarmin.

Fig. 31. Zelle mit in der Teilung begriffenem Kernkörper. Sublimat; DELAFIELDsches Hämatoxylin. × 1200.

Fig. 32. In der Teilung begriffene Zelle; in der einen Hälfte derselben durchschnürt sich der Kernkörper in zwei Teile. FLEMMINGsches Gemisch; Pikrokarmin. × 1200.

Fig. 33. Kernteilung. × 1200.

Fig. 34. Dasselbe. × 1200.

Fig. 35. Zwischen den Kernen einer beinahe in zwei Hälften geteilten Zelle ist noch ein Verbindungschromosom ausgespannt. × 1200.

Fig. 36. Dasselbe. × 1200.

Fig. 37. Kernteilung; in der Zelle ist ein noch nicht resorbiertes Stückchen des einen Verbindungschromosoms erhalten. × 1200.

Fig. 38. Urgeschlechtszelle; Teilung des Kernes unmittelbar in vier Tochterkerne. × 1200.

Fig. 39. Kernteilung in einer Urgeschlechtszelle. × 1200.

Fig. 40. Dasselbe. × 1200.

Fig. 41. Dasselbe. × 1200.

Fig. 42. Teil einer Urgeschlechtszelle zur Demonstrierung des Baues der Chromosome. × 2000.

Fig. 43. Zwei Zellen; in der einen derselben sieht man den aus dem Kern hervortretenden kegelförmigen Teil der Polsphäre. × 1200.

Die Figuren 33—43 sind nach Präparaten gezeichnet, welche mit FLEMMINGschem Gemisch fixiert und mit Safranin gefärbt wurden.

Fig. 44. Drei Zellen, in deren Kernen Polsphären zu bemerken sind. Sublimat; Hämalaun + Eosin. × 1200.

Fig. 45. Schnitt durch eine Urgeschlechtszelle; in einem der Kerne ist ein Centrosom zu sehen. Sublimat; HEIDENHAINsches Eisenhämatoxylin. × 1200.

Fig. 46. Einzelne Zelle; es sind die Zugfasern der achromatischen Spindel und der in der Teilung begriffene Kernkörper zu sehen. Sublimat; HEIDENHAINsches Eisenhämatoxylin. × 2000.

Fig. 47. Exemplar mit deutlich bemerkbaren Kernspindeln. Sublimat; HEIDENHAINsches Eisenhämatoxylin. × 1200.

Fig. 48. Einzelliges *Haplozoon lineare.* × 1200.

Fig. 49. Zweizelliges Stadium. × 1200.

Fig. 50. Einzelliges Exemplar. × 450.

Fig. 51. Weiteres Stadium des Wachstums. × 450.

Fig. 52. Dasselbe. × 450.

Fig. 53. Dasselbe. × 450.

Fig. 54. Dasselbe. × 450.

Fig. 55. Exemplar mit zwei kleinen Zellen am Körperende. × 450.

Fig. 56. Kopfzelle von *H. lineare*; *ps*, Austrittsstelle der Pseudopodien; *sch*, Scheide des Stilettes. × 1200.

Die Figuren 48—56 sind nach lebenden Objekten gezeichnet.

Fig. 57. Kopfzelle, welche sich mit ihren Pseudopodien in das Darmepithel eingebohrt hat; *m*, Muscularis des Darmes. Sublimat; HEIDENHAINsches Eisenhämatoxylin. × 1200.

Fig. 58. Dasselbe.

Tafel XXVIII.

Die Figuren 59—72 beziehen sich auf *H. lineare.*

Fig. 59. Kopfzelle; in derselben zwei Kerne. Sublimat; Hämalaun. × 1200.

Fig. 60. Dasselbe. × 1200.

Fig. 61. Teil des Körpers von *H. lineare.* Sublimat; Hämalaun. × 1200.

Fig. 62. Eine Zelle, in welcher der Kern sich im Beginn der Querteilung befindet. Der Kernkörper ist hantelförmig ausgezogen. Sublimat; Hämalaun. × 1200.

Fig. 63. Zellen mit in der Teilung begriffenen Kernen. Sublimat; Hämalaun. × 1200.

Fig. 64. Dasselbe.

Fig. 65. Zwei in der Teilung begriffene Zellen; zwischen ihren Kernen haben sich noch Verbindungschromosome erhalten. Sublimat; Hämalaun. × 1200.

Fig. 66. Zellen mit in der Teilung begriffenen Kernen. Sublimat; Hämalaun. × 1200.

Fig. 67. Urgeschlechtszellen mit in der Teilung begriffenen Kernen. Sublimat; Hämalaun. × 1200.

Fig. 68. Zwei Zellen, in deren in der Teilung begriffenen Kernen Zug-

fasern der Kernspindel zu bemerken sind. Sublimat; HEIDENHAINsches Eisenhämatoxylin. × 1200.

Fig. 69. Dasselbe. × 1200.

Fig. 70—72. Allmähliche Wiederherstellung des ruhenden Kernes aus den in der Teilung begriffenen Kernen beim Absterben der Zellen. Fig. 70 u. 71 nach einem Exemplar. Fig. 72 nach einem andern. Sublimat; Hämalaun. × 1200.

Fig. 73. Schema der Fortpflanzung von *Haplozoon armatum*.

Fig. 74. Schema des Überganges einiger parasitischer Tiere vom einzelligen zum mehrzelligen Zustande.

Die Zellen mit gelben Kernen stellen Elemente der Reproduktion dar.

Reihe I. Hypothetische Form.

Reihe II. *a—e*, *Haplozoon lineare*; *e'*, *H. armatum*; *f*, *Lohmanella catenata* NERESHEIMER.

Reihe III. Parasitische Dinoflagellaten: *a*. *Gymnodinium pulvisculus* POUCHET; *b*, *Apodinium mycetoides* CHATTON.

Reihe IV. Sporozoen: *a*. *Monocystis ascidiae* SIEDLECKI; *b*, *Siedleckia nematoides* CAULLERY et MESNIL; *c*, *Pterocephalus nobilis* LÉGER.

Die Gametenbildung und die Conjugation von Carchesium polypinum L.

Von

Dr. Methodi Popoff.

(Aus dem zoologischen Institut in München.)

Mit Tafel XXIX und 6 Figuren im Text.

Die Conjugationsvorgänge bei den Infusorien spielen sich gewöhnlich zwischen zwei gleich aussehenden Individuen ab. Eine Ausnahme davon macht nur die Ordnung der peritrichen Infusorien, bei welcher durch die Ausbildung von auffallend verschieden großen Individuen — Macro -und Microgameten — der Conjugationsvorgang tiefe Umänderungen erfährt. Ist bei den andern Infusorien die Verbindung der Individuen während des Befruchtungsvorganges nur eine vorübergehende, so bildet sich dieser Vorgang in der Ordnung der Peritrichen zu einer fast vollständigen Verschmelzung der zusammentreffenden Individuen um. Die Conjugation schreitet zur Copulation in engerem Sinne fort. Während für das Verständnis des Zustandekommens der Conjugation nur die Erforschung derjenigen Einflüsse erforderlich ist, welche das Erwachen des Conjugationstriebes bedingen, treten bei den peritrichen Infusorien noch andre Fragen hinzu, nämlich wie es zu einer Differenzierung der conjugierenden Individuen kommt und wie die Entstehung derselben durch die verschiedenen inneren oder äußeren Bedingungen beeinflußt wird. Mit andern Worten, bei den peritrichen Infusorien stehen wir vor dem schwierigen Problem der sexuellen Differenzierung.

Dasselbe ist, wie die neuen Forschungen R. Hertwigs wahrscheinlich gemacht haben, ein rein celluläres Problem und kann durch geeignetes Experimentieren, was auch andre Forscher — Maupas, Nussbaum, Schultze, de Kerhervé u. a. — schon früher versucht haben — dem Verständnis näher gerückt werden.

Die Experimente der meisten früheren Forscher waren gewöhnlich, da sie von keinen allgemein gefaßten theoretischen Erwägungen ausgingen, nur auf die Entscheidung der Geschlechtsverhältnisse einzelner Gruppen beschränkt. Diesen gegenüber zeichnen sich die Experimente R. HERTWIGS dadurch aus, daß sie, als Prüfstein für seine Kernplasmarelationslehre unternommen, in dem Rahmen eines wohlausgebildeten Gedankenganges stehen und eine notwendige Schlußfolgerung derselben darstellen. Als Faktoren, welche das Geschlecht beeinflussen können, haben MAUPAS, NUSSBAUM, HERTWIG u. a. die Temperatur und den Hunger erkannt. Die in dieser Richtung von R. HERTWIG und seiner Schule unternommenen Versuche bewiesen, daß niedere Temperaturen die Entstehung des männlichen Geschlechts begünstigen, höhere dagegen die des weiblichen.

Nach diesen positiven Resultaten an Metazoen (Hydrozoen, Oligochäten, Daphniden, Amphibien; — hier sind auch die Versuche MAUPAS' und NUSSBAUMS an Rotatorien zu erwähnen usw.) war es wünschenswert, die Gültigkeit dieser experimentellen Erfahrungen direkt bei einzelligen Tieren nachzuprüfen. Geeignetes Objekt für solche Experimente schien *Carchesium polypinum* L. zu sein, nicht nur deswegen, weil es eine ziemlich beträchtliche Größe unter den Protozoen erreicht und eine geschlechtliche Differenzierung aufweist, sondern auch, weil gerade in der Klasse der Infusorien die Bedingungen, welche die Conjugation hervorrufen, am genauesten untersucht und am leichtesten zu kontrollieren sind[1].

Ich wurde daher von Herrn Professor Dr. R. HERTWIG vor anderthalb Jahren veranlaßt, die Bedingungen, welche die Micro- und Macrogametenbildung bei *Carchesium polypinum* beeinflussen, genauer zu studieren. Die Ergebnisse dieser vorläufig abgeschlossenen Experimente werde ich nachstehend kurz mitteilen.

Material und Methoden.

Das Material, welches mir zu den Experimenten gedient hat, stammte aus einem Aquarium des Münchener zoologischen Instituts. Der Boden des Aquariums war mit pflanzlichem Detritus bedeckt, der zusammen mit den von Zeit zu Zeit in das Aquarium hineingeworfenen Salatblättern die Entwicklung kolossaler Bakterienmengen ermöglichte. Die Temperatur des Wassers schwankte zwischen 13

[1] Siehe darüber meine Arbeit »Depression der Protozoenzelle und der Geschlechtszellen der Metazoen« (Arch. f. Protistenk. Festschrift für HERTWIG, 1907), woselbst auch nähere Literaturangaben zu finden sind.

bis 14° C. Unter solchen Nahrungs- und Temperaturbedingungen hatten sich im Aquarium eine ungeheure Menge Kolonien von *Carchesium polypinum* entwickelt, die sich an den Wänden und an den für diesen Zweck im Aquarium hineingeworfenen Zweigen von Elodea, Utricularia, Chara usw. festsetzten. Dieser letzte Umstand erwies sich als sehr günstig für das weitere Experimentieren. Die Experimente habe ich in folgender Weise angestellt. Stücke von den oben genannten Pflanzen mit den auf ihnen festgesetzten, reichlich verästelten Kolonien von *Carchesium* habe ich aus dem Aquarium herausgenommen und in Trinkgläsern mit reinem, weichen Wasser (ich benutzte eine Mischung von gleichen Teilen abgekochten und frischen Brunnenwassers) getan. Auf diese Weise wurden auf einmal die vorher reichlich gefütterten Kulturen in Hunger versetzt. Ein absolutes Hungernlassen der Tiere konnte natürlich durch solch ein Verfahren nicht erzielt werden, da an den Kolonien selbst und an den Ansatzpflanzen sich immer nicht ganz unbedeutende Mengen von Bakterien festsetzen konnten. Außer einer dürftigen Ernährung habe ich meinen Versuchen die Einwirkung verschiedener Temperaturen zugesellt. Ich habe drei Temperaturstufen benutzt: 10° C (Kältekultur), 17° C (Zimmerkultur) und 22—23° C (Wärmekultur). Mit einer Temperatur von 27° C konnte ich keine gut zu übersehenden Resultate bekommen, da die Tiere sich immer von den Stielen ablösten. Dies trat manchmal auch bei den andern Kulturen auf, aber erst 2—3 Tage nach dem Ansetzen der Kultur. Ziemlich oft trat dieses Ablösen bei den Kältekulturen auf. Unter den fünf in der Kälte angestellten Versuchen blieben nur bei zweien die Tiere an den alten Stielen sitzen. Dies letztere hat deswegen eine Bedeutung, weil man nur in diesem Fall Klarheit über die Zahl der in einer Kolonie in Conjugation eingetretenen Individuen erhalten kann.

In allen drei Temperaturen habe ich die Versuche immer gleichzeitig angestellt. Alle 8—12 Stunden (siehe die diesbezüglichen Angaben bei der Beschreibung der einzelnen Versuche) habe ich die Versuchsgläser durchgesehen und dabei von jeder Kultur, einschließlich der Stammkultur des Aquariums, Vergleichsmaterial abgetötet. Dies geschah in konzentrierter Pikrinessigsäure, warm angewandt[1].

[1] Da es bei der Abtötung von Wichtigkeit ist, daß die Tiere sich nicht an den Stielen zusammenziehen und dadurch die ganze Kolonie zu einem unentwirrbaren Klumpen von Tieren wird, werde ich kurz die von mir mit sehr gutem Erfolg angewandte Abtötungsmethode (welche im hiesigen Institut gebräuchlich ist) beschreiben. Die zum Abtöten bestimmten *Carchesium*-Kolonien bringt

Tatsächliches.

Nach der beschriebenen Anordnung habe ich die Versuche fünfmal wiederholt. Obgleich in ihren Endergebnissen alle Versuchsreihen übereinstimmten, zeigten sie in ihrem Verlauf manche Verschiedenheiten, die mich veranlassen, jede Versuchsreihe einzeln zu schildern.

I. Versuchsreihe. — Angelegt am 1. IV. 1906, 10 Uhr vorm.

	Kälte	Zimmer	Wärme
1. IV. 5h nachm.	Keine merkliche Veränderung.	Desgl.	Desgl.
2. IV. vorm.	Viele Tiere von den alten Stielen abgelöst. Vereinzelte Microgametenbildung. Keine Conjugationen.	Viele Tiere von den alten Stielen abgelöst. Vereinzelte Microgameten. Vereinzelte Conjugationen.	Keine Veränderungen.
3. IV. vorm.	Viele Microgameten. Vereinzelte Conjugationen.	Sehr viele Tiere in Conjugation.	Conjugationen selten.
4. IV. vorm.	Nur vereinzelte Microgameten bildende Tiere.	Vereinzelte Conjugationen.	Keine Conjugationen. Keine Microgameten.

An den folgenden zwei Tagen habe ich die Kultur allmählich abgetötet.

II. Versuchsreihe. – Angelegt am 3. IV. 06, 2 Uhr nachm. Während der ganzen Versuchsdauer sind die Tiere an den alten Stielen geblieben.

	Kälte	Zimmer	Wärme
4. IV. 12h mitt.	Viele Microgameten. Vereinzelte Conjugationen.	Sehr viele Conjugationen. Viele Microgameten umschwärmen die Kolonien.	Die Zahl der Conjugationen im Verhältnis zu derjenigen der Zimmerkulturen gering.

man in ein Uhrschälchen mit wenig Wasser. Indem man das Uhrschälchen in der Hand hält, bringt man es vorsichtig in eine schiefe Stellung und wartet bis die Carchesien sich vollständig ausgestreckt haben. Dann übergießt man sie rasch mit einem möglichst starken Strom heißen Pikrinessigs. Die Carchesien kommen dadurch plötzlich in reine Fixierungsflüssigkeit und sterben fast vollständig ausgestreckt ab. Die durch den Strom weggeschwemmten Kolonien sammeln sich in einer zu diesem Zweck untergestellten Glasschale.

	Kälte	Zimmer	Wärme
4. IV. 5^h nachm.	Viele Microgameten. Die Zahl der Conjugationen ist etwas gestiegen. Dieselben bleiben aber noch immer vereinzelt.	Die meisten Tiere in Conjugation.	Die Tiere machen einen anormalen Eindruck. Die Kultur ist in den nächsten Tagen allmählich ausgestorben. Wahrscheinlich liegt eine Verunreinigung vor.
5. IV.	Die Kulturen sind in den normalen vegetativen Zustand zurückgekehrt.		

III. Versuchsreihe. — Angestellt am 7. IV. 06. 8 Uhr vorm. Alle Tiere sind an den alten Stielen geblieben.

	Kälte	Zimmer	Wärme
8. IV. 9^h vorm.	Ähnlicher Zustand wie bei der zweiten Versuchsreihe am 4. IV. 5^h nachmittags, nur daß die Zahl der Conjugationen in den Zimmerkulturen noch größer ist als bei Experiment II.		Viele Conjugationen. Die Zahl derselben bleibt aber weit hinter derjenigen der Zimmerkulturen zurück.
9. IV.	Die Conjugation ist vorüber.		

IV. Versuchsreihe. — Angelegt am 10. IV. 06 vorm.

11. IV. Die Verhältnisse im Auftreten der conjugierten Tiere sind wie in den oben beschriebenen Versuchen geblieben. Die Zahl der Conjugationen, besonders im Vergleich zu dem massenhaften Auftreten derselben bei der dritten Versuchsreihe ist durchschnittlich geringer. Bemerkenswert bei diesem Versuch ist es, daß die Zahl der microgametenbildenden Tiere in der Kälte, diejenige der früheren Versuche weit überholt hat.

V. Versuchsreihe. — Angelegt am 25. IV. 06 vorm.

Bei diesem Versuch habe ich sehr wenig Conjugationen bekommen. Die Tiere waren, scheint es, nicht mehr in günstigem Zustand zum Experimentieren. Der Versuch kann als mißlungen betrachtet werden.

Während der ganzen Dauer dieser Versuche zeigte die Stammkultur (Aquarium) das folgende Verhalten. Bis zum 8. IV. befand sie sich in lebhafter, vegetativer Vermehrung. An diesem Tag bemerkte ich in noch sehr seltenen Fällen das Auftreten von einzelnen microgametenbildenden Tieren. Das sporadische Auftreten derselben dauerte

bis zum 14. IV. fort. Von diesem Tag ab bis zum 20. IV. nahm die Microgametenbildung beträchtlich an Stärke zu, die Conjugationen wurden ziemlich häufig, ohne daß der ganze Vorgang in eine Conjugationsepidemie auslief. Es kamen z. B. Stöcke von etwa 200 Individuen vor, in denen ungefähr höchstens 20—30 Individuen in Conjugation sich befanden. Gegen den 20. IV. nahm die Stammkultur ihre vegetative Vermehrung wieder auf.

Beim Durchsehen des Verlaufes aller vier geglückten Versuchsreihen fällt es gleich auf, daß die Zeit von dem Ansetzen der Versuche bis zum Auftreten der Micro- und Macrogametenbildung nicht besonders lang ist. Dieses rasche Einwirken der Temperatur und des Hungers ist allen Experimentatoren (MAUPAS, HERTWIG, PROWAZEK, PRANDTL usw.) mit Protozoen aufgefallen. Dieselbe hängt, wie schon HERTWIG und PRANDTL betont haben, und wie auch ich kürzlich ausgeführt habe, mit dem Eintreten der Depressionsperioden zusammen [1].

Durch das Zusammenwirken der Kälte und des Hungers nimmt der Kern der Zelle rasch zu, und es kommt infolgedessen zu einem starken Mißverhältnis zwischen Kern und Plasmamasse. Das außerordentlich schnelle Reagieren der Carchesien bei meinen Versuchen hängt außerdem noch damit zusammen, daß durch die vorhergehende starke Fütterung die Tiere sich nahe einer schwachen Depression befanden, wie dies aus dem Verlauf der Stammkultur zu ersehen ist. Diese Depression erreichte ihren Höhepunkt zwischen 7. und 18. IV., und deswegen sehen wir, daß die Reaktionszeit bei den Versuchen am 7. IV. und 10. IV. im Vergleich mit denjenigen vom 1. IV. und 3. IV. auf ein Minimum verkleinert wurde. Der Versuch am 25. IV. zeigte keinen guten Verlauf, weil die Versuchstiere eben aus einer Depression hervorgegangen waren und die kurze Einwirkung der Temperatur und des Hungers nicht imstande war, eine neue genügend starke Depression herbeizuführen. Nach 2 Tagen lösten sich alle

[1] Zwar bestreitet ENRIQUES in seiner letzten Arbeit alle bisherigen Befunde über die Ursache der Conjugation. Dieselbe soll in keinem Zusammenhang mit den Depressionsperioden stehen, sondern soll lediglich von der Dicke der die Infusorien enthaltenden Wasserschicht, der Wasserzusammensetzung usw. abhängig sein. Die meisten zur Stütze dieser Auffassung angeführten Experimente lassen aber auch eine andre als die vom Verfasser gegebene Deutung zu. Es ist nämlich nicht ausgeschlossen, daß die Tiere, wenn nicht durch Hunger, so doch durch die Wirkung andrer, zurzeit noch nicht genau zu präzisierenden Faktoren in Depression geraten.

Tiere von ihren Stielen ab, und der Versuch mußte eingestellt werden.

Wenn wir jetzt die einzelnen Versuche jeder Versuchsreihe näher betrachten, werden wir gleich merken, daß jeder von denselben einen ganz verschiedenen Lauf aufweist.

Die größte Zahl von Conjugationen findet man bei den Versuchen in 17° C. Oftmals sah ich dort im Augenblick des höchsten Conjugationsdranges Kolonien, bei welchen die Mehrzahl der Tiere in Conjugation begriffen waren. Die Zahl der nicht conjugierten Tiere war so gering, daß man dieselben mühsam zwischen den Conjuganten aufsuchen mußte. Auffallend war dabei der fast gänzliche Mangel an Tieren, welche noch in Microgametenbildung standen. So z. B. zwischen den fixierten Proben (im Moment des höchsten Conjugationsdranges oder gleich nach demselben) finde ich, um nur einige Zahlen anzuführen:

1) In zwei Kolonien zusammen
55 Conjuganten . . . . 64 %,
29 nicht conjugierte Tiere . . . . 35 % und
2 Tiere in Microgametenbildung . . . . 2 %

2) In drei andern Kolonien zusammen
84 Conjuganten . . . . 63 %,
49 nicht conjugierte Tiere . . . . 37 % und
kein einziges in Microgametenbildung.

3) In einer einzigen Kolonie
277 Conjuganten . . . . 80 %,
68 nicht conjugierte Tiere . . . . 20 % und
kein Tier in Microgametenbildung.

4) Wieder in einer andern Kolonie sind die Verhältnisse wie folgt:
74 Conjuganten . . . . 65 %
40 nicht conjugierte Tiere . . . . 35 % und
kein Tier in Microgametenbildung usw.[1].

Bei andern Massenzählungen, ausgeführt ohne Rücksicht auf die einzelnen Kolonien, habe ich folgende Zahlen gefunden. Von 825 Tieren standen 563 in Conjugation = 66 %, die andern 262, d. h. = 34 %,

[1] Alle diese, sowie auch die nachfolgenden Zahlen sind einem Material entnommen, in welchem die meisten Syzygien in den ersten Conjugationsstadien sich befanden, d. h. in Stadien vor der Ausbildung des Befruchtungskernes.

haben nicht conjugiert. Durchschnittlich können wir annehmen, daß bei einer Temperatur von 17° C fast 70 % der Tiere conjugiert haben.

Wählt man die Temperaturen höher oder niedriger als 17° C, so ändern sich die Verhältnisse, und zwar insofern in gleicher Weise, als wir in beiden Fällen ein Abnehmen der Conjugationen beobachten, nur daß die Zahl derselben rascher beim Hinuntersteigen der Temperatur abnimmt. Trotz dieser Übereinstimmung zeigt der Verlauf der Kulturen bei höheren und niederen Temperaturen zwei grundverschiedene Bilder. Am nächsten den Verhältnissen, wie wir sie bei den Kulturen in der Zimmertemperatur gesehen haben, stehen noch diejenigen der Wärmekulturen. Bei denselben ist nur ein starkes Abnehmen der Conjugationen wahrzunehmen, ohne daß sich das Bild im allgemeinen wesentlich verändert.

So zeigen die Zählungen, die ich

1) an drei Kolonien vorgenommen habe
   34 conjugierte Tiere . . . . 45 %,
   41 nicht conjugierte Tiere . . . . 55 % und
   kein einziges in Microgametenbildung.
2) An andern 6 Kolonien habe ich
   70 conjugierte Tiere . . . . 32 %,
   150 nicht conjugierte Tiere . . . . 68 % und
   kein Tier in Microgametenbildung gezählt.
3) bei einer kleinen Kolonie herrschten die folgenden Verhältnisse vor:
   2 Conjuganten . . . . 16 % und
   11 nicht conjugierte Tiere . . . . 84 %.
4) Die folgenden Verhältnisse fand ich in einer andern kleinen Kolonie
   11 Conjuganten . . . . 30 % und
   26 nicht conjugierte Tiere . . . . 70 % usw.

Die Massenzählungen an 2921 Tieren zeigten 901 Conjuganten und 2020 nicht conjugierte Tiere, oder in Prozenten ausgedrückt, 32 % Conjuganten und 68 % nicht conjugierte Tiere, d. i. ein fast umgekehrtes Verhältnis wie bei der Zimmertemperatur. Ganz anders gestaltet sich das Bild in den Kältekulturen. Während des ganzen Verlaufes des Versuches habe ich dort immer eine sehr geringe Zahl von Conjugationen beobachten können, während die Zahl der Microgameten bildenden Tiere immer sehr erheblich blieb. So z. B.:

1) in einer kleinen Kolonie fand ich
 1 Conjugant . . . . 6 %,
 10 Tiere unverändert . . . . 47 % und
 10 in Microgametenbildung . . . . 47 % (Mit insgesamt 19 Microgameten. — Bei diesen wie auch bei den folgenden Microgameten bildenden Tieren hatten sich schon viele Microgameten abgelöst gehabt. Von einem Tier entstehen gewöhnlich vier bis acht Microgameten.)

2) In einer andern kleinen Kolonie habe ich folgende Verhältnisse gefunden:
 13 unveränderte Tiere . . . . 62 %,
 8 in Microgametenbildung . . . . 38 %. (Mit insgesamt 20 Microgameten) und
 kein Conjugant.

3) In weiteren drei Koloniebündeln (a, b, c), deren jedes aus drei bis fünf Carchesienstöcken zusammengesetzt war, ergaben sich nachstehende Verhältnisse:
 a. 3 Conjuganten . . . . 19 %,
 4 unverändert gebliebene Tiere . . . . 25 % und
 9 in Microgametenbildung . . . . . . 56 % (mit insgesamt 26 Microgameten).
 b. 10 Conjuganten . . . . 7 %,
 47 unveränderte Tiere . . . . 34 % und
 77 in Microgametenbildung . . . . . . 59 % (mit insgesamt 280 Microgameten).
 c. 13 Conjuganten . . . . 15 %,
 50 unveränderte Tiere . . . . 60 % und
 22 in Microgametenbildung.

Die Massenzählungen zeigen folgende Verhältnisse:
 Von 424 Tieren waren
 45 in Conjugation . . . . 10 %,
 210 sind unverändert geblieben . . . . . 49 % und
 169 in Microgametenbildung.

Zur richtigen Beurteilung der angeführten Zahlen sind einige Bemerkungen nötig. Da diese Zahlen nur einen bestimmten Augenblick in dem Verlauf der Kulturen zeigen, könnte der Einwand gemacht werden, daß die Verschiedenheiten zwischen den Wärme-, Zimmer- und Kältekulturen dadurch bedingt sein können, daß von den betreffenden Kulturen nicht entsprechende Stadien genommen sind,

sondern z. B. von der Kältekultur solche, die gerade im Moment der Ausbildung der Microgameten standen. Dieser Einwand wird durch den Umstand entkräftet, daß von allen drei Kulturen immer ganz gleichwertiges Material genommen wurde, indem ich in jedem Falle solche Stadien untersuchte, in denen die Höchstzahl conjugierender Tiere erreicht war. Die Beobachtungen am lebenden Objekt zeigten außerdem, daß die Zahl der Conjuganten bei den Wärme- und Kältekulturen nicht über den durch die Zahlen wiedergegebenen Prozentsatz hinaufstieg, trotzdem daß in den Kältekulturen immer eine große Menge von gametenbildenden Tieren und freischwimmenden Gameten vorhanden waren. Was beweist nun dieser letzte Umstand speziell für die Kältekulturen, und wie ist trotz des Vorhandenseins von Microgameten die geringe Zahl von Conjugationen zu erklären? — Die Ursache kann meiner Meinung nach nur darin gesucht werden, daß in der Kältekultur zuwenig Tiere — nur 10 % — sich in Macrogameten umgewandelt haben, die 40 % in Microgameten umgewandelten Tiere haben dagegen solch einen Überschuß an Microgameten gegeben, daß die meisten von denselben ohne zu conjugieren zugrunde gehen mußten. Über das weitere Schicksal der 50 % als »indifferent« bezeichneten Tiere ist nichts genaueres anzugeben. Sicher ist auf alle Fälle, daß nur ein geringer Prozentsatz von denselben sich später in Macrogameten umgebildet hat, da die Zahl der Conjugationen auch später, wie die Beobachtungen am Leben zeigten, nicht beträchtlich höher stieg. Anzunehmen ist dagegen, daß ein Teil wenigstens von diesen 50 % sich weiter in Microgameten umgebildet hat. Diese Vermutung stützt sich auf die Beobachtung, daß auch in der vorgerückten Versuchszeit noch vereinzelte Microgametenbüschel zu finden waren. Die meisten Tiere sind aber aller Wahrscheinlichkeit nach indifferent wie vorher geblieben. Alle diese Erwägungen machen es sehr wahrscheinlich, daß in der Kälte ein Überschuß von Microgameten sich gebildet hat. Die Ursache des geringen Prozentsatzes von Conjugationen, der sich in diesen Kulturen bemerkbar machte, kann deswegen nur in dem Mangel an Macrogameten liegen. Eine andre Deutung der gemachten Befunde scheint mir ausgeschlossen zu sein.

Wenn wir jetzt zu der Betrachtung der in den Wärmekulturen herrschenden Verhältnisse übergehen, fällt es gleich auf, daß die Zahl der Conjugationen zwar im Vergleich zu derjenigen in den Zimmerkulturen abgenommen hat (70 % in dem Zimmer zu 32 % in der Wärme), aber immer noch ziemlich hoch ist im Verhältnis zu der Zahl der Conjugationen in den Kältekulturen (32 % zu 10 %). Dieser Befund im

Zusammenhang mit der Beobachtung, daß in der Wärmekultur weder Microgameten erzeugende Tiere, noch frei schwimmende Gameten zu finden waren, wie das der Fall in der Kältekultur war, läßt mit ziemlich großer Wahrscheinlichkeit den Schluß zu, daß alle ausgebildeten Microgameten in den Wärmekulturen entsprechende Macrogametenindividuen gefunden haben. Dieser letzte Umstand erklärt ferner, warum die Zahl der Conjugationen in der Wärme, abgesehen von der verhältnismäßig geringen Menge der Microgameten bildenden Tiere, höher als diejenige in der Kälte ist. Denn wenn wir in Betracht ziehen, daß bei *Carchesium* fast jedes Microgameten bildende Tier gewöhnlich acht Microgameten statt vier, wie dies die Regel in der Ordnung der peritrichen Infusorien ist, ausbildet, braucht die Zahl der Microgameten bildenden Individuen nicht hoch zu sein (nur 5—7 %), um den Prozentsatz der conjugierenden Individuen auf 30 steigen zu lassen. Alles deutet darauf hin, daß die Abnahme der Conjugationen in der Wärme mit großer Wahrscheinlichkeit in Zusammenhang mit der Abnahme in der Ausbildung der Microgameten zu setzen ist. Es drängt sich hier die Frage auf, ob nicht eine große Anzahl von den in der Gruppe »indifferent« stehenden Tieren solche gewesen sind, die schon zu Macrogameten sich entwickelt haben und sich als solche nur deswegen nicht zu erkennen gaben, weil sie beim Mangel von Microgameten keine Gelegenheit zu conjugieren hatten? Die obigen Erwägungen sprechen dafür. Eine genauere Beweisführung kann ich leider nicht angeben, da ich es unterlassen habe, während des Höhepunktes des Conjugationstriebes in den Wärmekulturen von einer andern Kultur, z. B. einer Kältekultur, Microgameten hineinzusetzen. Es wäre dabei zu erwarten, daß die Zahl der Conjugationen sich um ein beträchtliches vermehrt hätte, da dann eine große Anzahl ohne Partner stehender Macrogameten solche gefunden hätten.

Wenn wir nur an den gemachten Erfahrungen festhalten, können wir trotzdem den Schluß ziehen, daß in den Wärmekulturen die Ausbildung der Microgameten unterdrückt und, im Gegensatz zu den Kältekulturen, die Ausbildung der Macrogameten begünstigt wurde.

In den Zimmerkulturen haben wir einen mittleren Fall vor uns, wo die Zahl der Micro- und Macrogameten annähernd gleich gewesen ist (die Zahl der Microgameten bildenden Individuen bleibt aber in der Zimmertemperatur, nach den schon gemachten Erwägungen, noch erheblich geringer als die der Macrogameten) und deshalb eine so hohe Zahl von Conjugationen zustande kam.

Deutung der Befunde.

Die an *Carchesium polypinum* gemachten Beobachtungen über die Einwirkung der Temperatur auf die Ausbildung der Micro- und Macrogameten stehen im Einklang mit vielen experimentellen Befunden über die Beeinflussung des Geschlechts bei den Metazoen. So zeigen die Untersuchungen HERTWIGS und KRAPFENBAURS an *Hydra* z. B., daß wenn die Hydren nach reichlicher Fütterung in Kälte (Temp. 10° C) übertragen werden, gleichgültig, ob sich zur Kälte Hunger gesellt oder nicht, die sonst hermaphroditen Tiere eine starke Neigung zur Bildung von männlichen Geschlechtsprodukten zeigen. Manchmal wird der größte Teil des Körpers von denselben bedeckt.

Ähnliche Beeinflussung des Geschlechts durch die Temperatur und den Hunger (NUSSBAUM) zeigen auch die Experimente MAUPAS' und NUSSBAUMS an Rotatorien, diejenigen DE KERHERVÉS und ISSAKOWITSCHS an Daphniden usw. Überträgt man parthenogenetisch sich fortpflanzende Weibchen dieser Tiere in niedere Temperaturen (MAUPAS, DE KERHERVÉ, ISSAKOWITSCH), so wird diese Fortpflanzungsart durch die geschlechtliche ausgelöst, d. h. anstatt der weiblichen (bei höheren Temperaturen entstehenden) Eier, solche gebildet werden, welche für ihre weitere Entwicklung der Befruchtung bedürfen. Aus diesen Eiern entstehen Männchen. Ein direktes Gegenstück zu diesen Befunden bilden auch die Experimente R. HETWIGS an Batrachiern. HERTWIG hat künstlich befruchtete Eier in Wärme (25° C) und Kälte (13° C) bis zur Metamorphose gezüchtet und dabei einen ziemlich großen Prozentsatz Weibchen in der Wärme und meistenteils Männchen in der Kälte erhalten.

Eine einheitliche Erklärung für die oben erwähnten Befunde hat HERTWIG, von seiner Kernplasmarelationslehre ausgehend, gegeben. Hier werde ich nur das Nötigste von seinen Grundgedanken erwähnen, indem ich auf seine diesbezüglichen Arbeiten verweise. Von seinen vielen Beobachtungen an Protozoen und aus den Befunden GERASSIMOWS an Pflanzenzellen ausgehend, hat R. HERTWIG den Satz aufgestellt, daß für das normale Funktionieren der Zelle ein bestimmtes Verhältnis zwischen Kern- und Plasmamasse erforderlich ist; — dieses Verhältnis bezeichnete er als Kernplasmarelation (Näheres darüber siehe bei HERTWIG und in meiner Arbeit »Experimentelle Zellstudien« Archiv für Zellforschung, I. Jahrg. Heft II.).

Es kann nun dieses Verhältnis durch verschiedene Einflüsse verändert werden. Als solche hat R. HERTWIG durch seine eignen

Experimente wie durch die auf seine Anregung von seinen Schülern ausgeführten, die andauernde Funktion, den Hunger und die Temperatur erkannt. Die ersten zwei Faktoren und die niedere Temperatur beeinflussen das Kernwachstum in dem Sinne, daß der Kern auf Kosten des Protoplasmas sehr stark wächst. Infolgedessen kommt es zu einer Verschiebung der Kernplasmarelation zugunsten des Kernes. Bei höheren Temperaturen hat dagegen Hertwig, was ich durch Messungen an *Frontonia leucas* ebenfalls bestätigen konnte, nicht nur absolut, sondern auch relativ kleinere Kerne beobachten können. Diese Befunde und die Tatsache, daß das Verhältnis zwischen Plasma- und Kernmasse bei den männlichen und weiblichen Geschlechtszellen ein umgekehrtes ist (die weiblichen Geschlechtszellen haben einen außerordentlich großen Plasmaleib im Verhältnis zu dem Kern, die männlichen dagegen weisen einen sehr großen, nur mit einer dünnen Plasmaschicht umgebenen Kern auf), benützte R. Hertwig, um für die Lösung des Geschlechtsproblems von den Prinzipien seiner Lehre auszugehen. Jeder Faktor, der die Kernplasmarelation der Geschlechtszellen beeinflussen kann, ist auch imstande einen Einfluß auf das Geschlecht selbst auszuüben. Die am *Carchesium polypinum* gemachten Beobachtungen lassen sich von diesem Standpunkt aus betrachten. Auch dort haben wir gesehen, daß die Kälte die Entstehung der Microgameten (der der männlichen Geschlechtszellen der Metazoen analogen Gebilde) begünstigt, die Wärme dagegen die letzteren unterdrückt und die Entstehung der Macrogameten (der weiblichen Geschlechtsprodukte) fördert.

Die Conjugation von Carchesium polypinum.

Die grundlegenden Arbeiten so namhafter Forscher wie Bütschli, Maupas und R. Hertwig haben im letzten Viertel des vorigen Jahrhunderts die feinsten Vorgänge, die sich bei der Conjugation der Infusorien abspielen, aufgeklärt. Es hat sich herausgestellt, daß diese Vorgänge ziemlich beständig fast bei allen Infusorien wiederkehren, ein Tatbestand, welcher durch die nachträglichen Untersuchungen Prowazeks, Klara Hamburgers und Hans Prandtls vollkommen bestätigt wurde. Die Untersuchungen dieser letzteren Forscher vervollständigten außerdem mit noch manchem interessanten Befunde unsre Kenntnisse der Conjugationsvorgänge dieser Klasse. Alle diese erwähnten Arbeiten befaßten sich fast ausschließlich mit der Conjugation der holo-, hetero- und hypotrichen Infusorien. Die Angaben über die Conjugation der Peritrichen stammten bis zur allerletzten

Zeit nur von MAUPAS her. Aus den eingehenden diesbezüglichen Untersuchungen MAUPAS' wußten wir, daß die Umwandlungen, die die Micronuclei des Macro- und Microgameten bei der Conjugation durchmachen, im Vergleich zu den ähnlichen Vorgängen bei andern Infusorien den höchsten Grad der Komplikation erreichen.

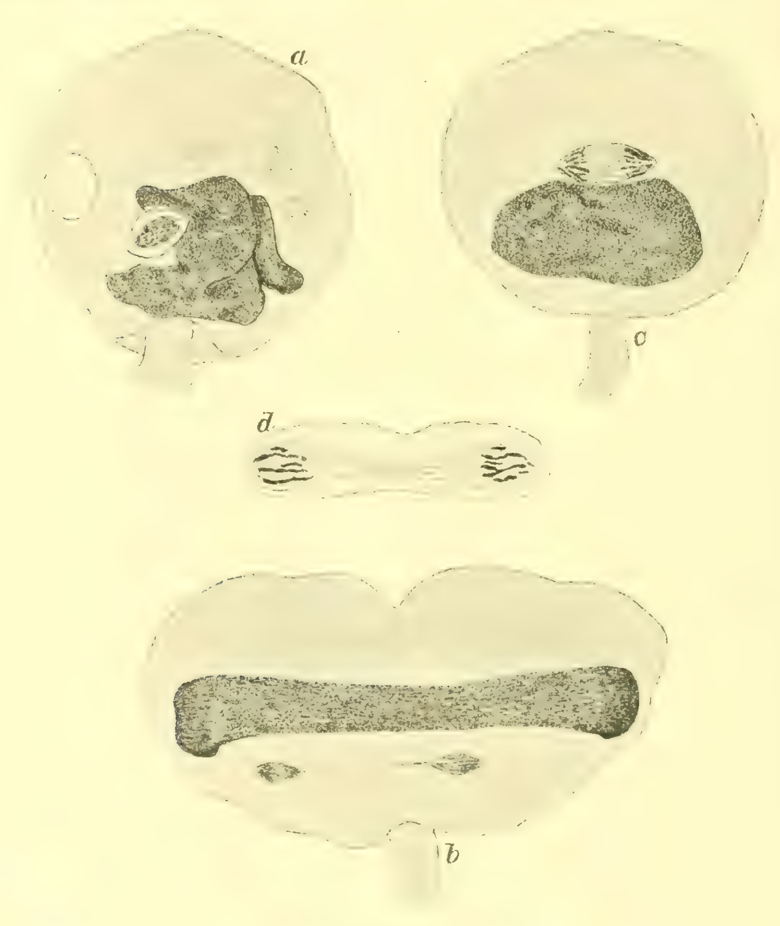
Da ich mich im Besitz eines umfangreichen Conjugationsmaterials von *Carchesium polypinum* befand, schien es mir wünschenswert, die bis zur letzten Zeit alleinstehenden Ergebnisse MAUPAS', nachzuprüfen, und das um so mehr, da das Conjugationsschema der Peritrichen von MAUPAS aus zusammengefügten, sich ergänzenden Beobachtungen an verschiedenen Arten von Peritrichen, *Vorticella monilata*, *V. nebulifera*, *V. cucullus*, *V. microstoma*, *V. putrinum* und *Carchesium polypinum*) aufgestellt war. Als ich meine Untersuchung bereits abgeschlossen und den größten Teil derselben niedergeschrieben hatte, erhielt ich die Arbeit PAOLO ENRIQUES. In derselben behandelt der Verfasser unter andern Fragen auch eingehend die Conjugationsvorgänge des koloniebildenden Infusors *Opercularia coarctata*. Ich sah mich daher veranlaßt, um nicht diese Arbeit zum Schluß als »Nachtrag« zu behandeln, mein Manuskript umzuarbeiten, um an geeigneter Stelle die Ergebnisse ENRIQUES zu berücksichtigen. Die Befunde meiner Untersuchung habe ich möglichst knapp wiedergegeben, da die Conjugation bei *Carchesium*, wenn auch zum ersten Male eingehend dargestellt, keine prinzipiell neuen Erscheinungen bietet. Wie aus der Beschreibung hervorgehen wird, konnte ich aber in manchen Punkten größere Klarheit über die Ausbildung der neuen Macronuclei und über das Verhalten des Chromatins bei der Teilung der Micronuclei gewinnen. Die über diesen letzten Gegenstand gemachten Befunde finden ein Gegenstück in den diesbezüglichen Angaben von PAOLO ENRIQUES.

Das zur Untersuchung dienende Material war nach dem schon beschriebenen Verfahren fixiert und in Boraxkarmin gefärbt. Da die Färbung der chromatischen Elemente äußerst deutlich und scharf war, konnte ich die ganze Untersuchung ausschließlich an in Nelkenöl eingeschlossenen Totalpräparaten, ausführen.

Ausbildung der Microgameten.

Beim Eintreten der Conjugationsepidemie wandeln sich in einem und demselben Stock manche Individuen in Macrogameten, andre in Microgameten bildende Tiere um. Eine Unterscheidung derselben voneinander und von den vielleicht indifferent bleibenden Tieren ist

anfangs nicht möglich. Die Veränderungen in der Größe der Macronuclei sind, wegen der Bandform derselben, nicht genau festzustellen. Die Individuen, welche den Ursprung von Microgameten geben werden, lassen sich aber in einem etwas späteren Stadium deutlich von den andern unterscheiden. Da bei den in Macrogameten sich umwandeln-



Textfig. *A*.

den Tieren keine der Conjugation vorangehenden Teilungen (Hungerteilungen — Hertwig) zu beobachten sind, fällt es um so leichter auf, daß manche Individuen der Kolonie sich zur Teilung anschicken. Man bemerkt nämlich, daß hier und da Tiere auftreten, deren Macronucleus bedeutend an Dicke und Breite zunimmt. Gleichzeitig damit wird der Kern kompakter (Textfig. *A*, *a*). Das sind die Individuen,

welche, wie es sich später zeigt, durch nacheinander folgende Teilungen in Microgameten zerfallen. Der Kern solcher Individuen zieht sich mehr und mehr zusammen, um schließlich die Gestalt eines unregelmäßig gezackten, großen Chromatinklumpen anzunehmen. Nach einiger Zeit beginnt der Kern sich der Länge nach auszuziehen (*c*). Die früher ganz dicht und ohne irgend eine wahrnehmbare regelmäßige Anordnung zusammengedrängten Chromatinkörnchen des Micronucleus, reihen sich während der Ausziehung in parallel laufenden Strängen auf (*b*). Dieses Bild erinnert sehr an ähnliche Vorgänge, die DOFLEIN bei den Kernteilungen von *Spirochona* und *Noctiluca* abgebildet hat. Inzwischen ist der Körper des Microgameten bildenden Tieres breiter geworden, und die an der Peristomseite entstandene Einkerbung deutet die Richtung der Teilungsebene an. Die weitere Durchschnürung und Teilung des Kernes zeigt nichts Besonderes. Die Teilung des Micronucleus geht derjenigen des Macronucleus voran und setzt noch während des Stadiums des zusammengeklumpten Kernes ein. Die Ausbildung der Spindelfigur ist ähnlich wie bei den später zu beschreibenden Teilungen der Micronuclei bei der Conjugation. Stadien mit deutlich ausgebildeten großen Chromosomen konnte ich nicht beobachten. Damit soll natürlich ihr Vorhandensein nicht in Abrede gestellt werden[1]. Die Chromatinmenge wird, wie es bei Besprechung der Reduktionsfrage deutlich hervortreten wird, wie bei jeder vegetativen Teilung auf die beiden entstandenen Tochtertiere verteilt. Genau auf dieselbe Weise wiederholt sich die Teilung zwei- oder dreimal. So entstehen aus einem Tier vier oder fast ebenso oft acht Microgameten, die, in einem Büschel angeordnet, kurze Zeit auf den Stielen verbleiben, um sich nachher bald abzulösen und auf der Suche nach Macrogameten die *Carchesium*-Stöcke umschwärmen. Eine »sexuelle Teilung«, wie sie ENRIQUES bei *Opercularia* beschreibt, wonach durch die Teilung eines indifferenten Individuums ein Macrogamet und ein Microgamet entstehen soll, existiert bei *Carchesium* nicht. So viel ich weiß, ist dies die erste Mitteilung für das Vorhandensein solch einer Teilung bei den peritrichen Infusorien, und sie verdient, falls sie sich bestätigt, nähere Berücksichtigung.

Eine Einteilung der Kolonie in indifferente, männliche und weibliche Zweige, wie sie ENRIQUES bei den Carchesien beobachtet haben will, existiert ebensowenig. Die Microgameten bildenden Tiere sind bunt durch die ganze Kolonie verstreut.

---

[1] Siehe das Kapitel »Reduktionsfrage«.

Umänderungen der Micronuclei bis zur Ausbildung der Conjugationsspindeln.

a. Microgamet. Sowie der Microgamet sich an den Macrogameten angesetzt hat, vielfach auch noch früher, beginnt die Vorbereitung für die erste Teilung des Micronucleus sich sehr rasch abzuspielen. Man sieht um den noch ganz kompakten Micronucleus, welcher gewöhnlich zwischen den Windungen des Macronucleus liegt, die Membran sich allmählich abheben, so daß zwischen ihr und der kompakten chromatischen Masse sich ein heller, mit Flüssigkeit gefüllter Hof bildet (Fig. 1 *a*). Allmählich beginnt dann die chromatische Masse sich zu lockern. Infolgedessen tritt die Lininsubstanz, in die das Chromatin eingelagert war, immer deutlicher auf, bis sie schließlich als ein feines Netz den inzwischen vergrößerten Kern ausfüllt. Nach diesem Stadium beginnt der Kern sich in die Länge zu ziehen, das Lininmaschenwerk wird allmählich längsgezerrt und verliert infolgedessen an Deutlichkeit, bis schließlich aus ihm sich eine wohlausgebildete Spindelfigur differenziert (Fig. 2). Die während dieser Prozesse sich ausbildenden Chromatinkörnchen bleiben zuerst auf den ganzen Kern verteilt. Dieses Stadium, in dem man die meisten Kernteilungsfiguren findet, dauert ziemlich lange. Dagegen ist das unmittelbar darauf folgende Stadium — das Stadium der Äquatorialplatte — von äußerst kurzer Dauer. Bei der Ausbildung derselben sammeln sich die Chromatinkörnchen in größeren, länglichen, scharf umgrenzten Gebilden — den Chromosomen. Gleich nach der Zweiteilung der Äquatorialplatte, schon mit Beginn des Auseinanderrückens der Chromosomen beginnt der Zerfall derselben in einzelne Chromatinkörnchen. Der Kern zieht sich inzwischen mehr und mehr in die Länge. Schließlich reißt die Membran jederseits in einiger Entfernung von den beiden Polen durch (Fig. 24). Das dazwischen bleibende Verbindungsstück wird auch hier, wie Maupas, Hertwig und Prandtl für andre Infusorien angegeben haben, allmählich resorbiert. Dagegen läßt Bütschli, und kürzlich auch Cl. Hamburger, das Mittelstück bei dem Aufbau der neuen Kerne teilnehmen. (Näheres über die Ausbildung der internucleären Spindel siehe in den Abbildungen und besonders in den genauen Beschreibungen von Maupas, Hertwig, Hamburger und Prandtl.)

Nach vollzogener Teilung kehren die Kerne in ein Ruhestadium zurück. Dabei nimmt das Chromatin wieder das kompakte Aussehen an. Die Kernmembran legt sich aber nicht ganz dicht an, sondern

zwischen ihr und dem Chromatin bleibt immer ein heller Hof bestehen. wie ich ihn bei der ersten Vorbereitung zur Teilung beschrieben habe (Fig. 1 *a*). Dieses ausgesprochene Ruhestadium, welches nur für die Zeit zwischen der ersten und zweiten Teilung des Micronucleus charakteristisch ist, dauert nicht lange, und es beginnen von neuem die Prozesse, welche zur Spindelbildung führen (Fig. 3). Bei dieser zweiten, wie auch bei allen späteren Teilungen, verlaufen die Caryokinesen der vorhandenen Micronuclei gleichzeitig. Bei den durch diese zweite Teilung entstandenen vier Micronuclei (Fig. 4) lagert sich das Chromatin nur für kurze Zeit auf die teilweise verschmolzenen Spindelfasern auf; gleich darauf schicken sich die Kerne zu einer neuen (dritten) Teilung an. Am Schluß derselben sind im Microgameten acht Spindeln vorhanden (Fig. 5). Die Spindelgröße nimmt während diesen Teilungen allmählich ab. Gleichzeitig damit nimmt auch die Größe der Chromatinkörnchen sowie der ausgebildeten Chromosomen ab.

Die anfangs sich ähnlich sehenden Spindeln schlagen von jetzt ab eine ganz verschiedene Entwicklungsrichtung ein. Sieben von ihnen runden sich ab und gehen allmählich in das Stadium mit netzförmig ausgebildetem Chromatingerüst über. Aber statt daß nach demselben ein Ruhestadium der Kerne folgt, sehen wir das Liningerüst undeutlich werden, das Chromatin zu unregelmäßigen Klümpchen zerfließen und die Kernmembran schrumpfen. Noch ein Schritt weiter, und die Kerne sind nicht mehr zu erkennen, sie degenerieren allmählich. Diese Umwandlungen gehen gewöhnlich sehr rasch vor sich, denn bald findet sich im Microgameten nur eine Spindel. Dieselbe beginnt zu wachsen, ohne in ein Ruhestadium überzugehen und erreicht eine beträchtliche Größe (Fig. 6). Während dieses Prozesses dreht sich die Spindel so, daß sie genau senkrecht zu der Trennungswand zwischen Macro- und Microgameten zu liegen kommt und mit einem Pol an derselben anstößt. In diesem Moment bemerkt man, daß das Plasma um die Spindel eine strahlige Anordnung zeigt. Von den zwei nach beendigter Caryokinese entstandenen Kernen (Fig. 7) kommt der eine, der proximal gelegene, noch dichter an die Scheidewand zu liegen, der andre dagegen bildet sich wie die sieben andern Kerne zurück (Fig. 8 *gkr*), um schließlich ganz resorbiert zu werden. Der allein übrig gebliebene Kern ist der Geschlechtskern. Derselbe kann, je nachdem, für kurze Zeit in ein Ruhestadium mit ausgebildetem Liningerüst übergehen, oder aber der Kern schreitet zum Befruchtungsvorgang in Spindelform weiter. Über solche Verschiedenheiten in dem Zustand des Geschlechtskernes während der Befruchtung berichten auch Maupas, Hamburger,

PRANDTL usw. Bevor ich zur Beschreibung des weiteren Schicksals des Geschlechtskernes übergehe, will ich noch über die Umwandlungen berichten, die inzwischen in dem Macrogameten sich abgespielt haben.

b) Macrogamet. In jungen Conjugationsstadien sieht man den Micronucleus noch im Ruhestadium zwischen den Windungen des Hauptkernes liegen, während die erste Micronucleusspindel im Microgameten dem Durchschnürungsvorgange nahe steht. Die Vorbereitungen zur Teilung beginnen im Macrogameten erst nach Schluß dieser Mitose (Fig. 2). Von diesem Augenblick an spielen sich die Teilungen im Micro- und Macrogameten gleichzeitig ab. Durch die ersten zwei Teilungen, welche genau so wie die zweite und dritte Teilung des Micronucleus im Microgameten verlaufen, entstehen im Macrogameten vier ganz gleich aussehende Spindeln (Fig. 1—5). Die weitere Entwicklung derselben ist aber verschieden. Drei von denselben runden sich ab (Fig. 5), um später zusammenzuschrumpfen und schließlich unter den schon beim Microgameten beschriebenen Degenerationserscheinungen zugrunde zu gehen. Die übriggebliebene Spindel (es bleibt gewöhnlich diejenige erhalten, welche dem Microgameten am nächsten liegt) beginnt zu wachsen und begibt sich dabei bis zu der Trennungswand des Microgameten (Fig. 6), wo sie sich derselben gegenüber wagerecht einstellt. Das um die Spindel sich befindende Protoplasma zeigt, wie dies auch der Fall im Microgameten war, deutlich strahlige Anordnung[1]. Die Ursache derselben ist aller Wahrscheinlichkeit nach in den infolge des starken Wachstums zwischen Kern und Plasma stattfindenden osmotischen Strömungen zu suchen[2]. (Näheres darüber siehe in meinen »Experimentellen Zellstudien«, 1908.) Die zwei strahlenden Spindeln stehen in diesem Moment, nur durch die dünne Wand getrennt, einander gegenüber. Der proximal gelegene, durch Teilung der Macrogametenspindel entstandene Kern (Fig. 7, 8) wandelt sich auch hier in den Geschlechtskern um, der distal zu der Trennungswand gelegene Kern (*gkr*) verfällt dagegen der Degeneration, um bald darauf resorbiert zu werden.

[1] In der Tafel ist diese Strahlung nicht wiedergegeben worden,

[2] Wenn auch nicht so scharf, haben ähnliche Gebilde früher noch PROWAZEK (*Bursaria*), PLATE (*Paramaecium aurelia*) und HOYER (*Colpidium*) gesehen. Eine deutliche strahlige Anordnung um die Geschlechtskerne wurde zum erstenmal von PRANDTL am *Didinium* beobachtet. Kürzlich konnte auch ENRIQUES dieselbe bei *Opercularia* konstatieren.

Vereinigung der Geschlechtskerne, Ausbildung der Micro- und Macronucleusanlagen.

Nachdem die zwei Geschlechtskerne fertig ausgebildet sind, löst sich die Trennungswand zwischen Micro- und Macrogameten auf, und die Kerne befinden sich einander gegenüber. Die Vereinigung erfolgt an der Stelle des Macrogametengeschlechtskernes. Gleich darauf geht der entstandene Befruchtungskern in Spindelform über (Fig. 9). Die Spindel zeichnet sich durch ihre Breite und Größe aus. Weiter teilt sich die Befruchtungsspindel dreimal nacheinander und gibt auf diese Weise acht Kernen den Ursprung (Fig. 10–13). Da diese drei Teilungen den bis jetzt beschriebenen gleichen, werde ich mich auf weitere Einzelheiten nicht einlassen und verweise auf die gegebenen Abbildungen. Bemerken möchte ich nur, daß auch hier zwischen den einzelnen Teilungen ein vorübergehendes Ruhestadium, wie ich es früher beschriebene habe, eintritt. Während desselben findet aber hier ein erhebliches Wachstum des Kernes statt, denn am Schluß der dritten Teilung bleiben die entstandenen acht Kerne noch ziemlich groß.

Während dessen ist auch das mit dem Auflösen der Trennungswand begonnene Hineinfließen des Inhalts des Microgameten in den Macrogameten schon beendet. Die Dauer dieses Prozesses ist ganz verschieden. Gegen die zweite Teilung der Befruchtungsspindel ist meistenteils die Einverleibung des Microgameten schon geschehen. Mit dem Protoplasmastrom werden alle Stücke des zerfallenen Macronucleus (siehe nächstes Kapitel) in den Körper des Macrogameten hineingezogen. Die übrigbleibende, zusammengeschrumpfte Pellicula des Microgameten mit einem kleinen Rest von Protoplasma fällt dann von Macrogameten ab (Fig. 10, 14).

Schicksal des alten Macronucleus.

Bevor ich in der Beschreibung der Umwandlungen der acht neu entstandenen Kerne im Copulanten fortfahre, möchte ich einiges über das Schicksal des Macronucleus vorausschicken. Die in Conjugation sich befindenden Tiere zeichnen sich durch einen sehr langen und geschlängelten Macronucleus aus. Anfangs zeigt derselbe noch ganz kompakte und sehr fein granulierte Struktur (Fig. 1, 2). Allmählich aber, gewöhnlich in der Zeit, wo der Micronucleus im Macrogameten sich zur Teilung anschickt, bemerkt man, daß der Macronucleus dicker

und breiter wird. Gleichzeitig damit nimmt das in ihn eingelagerte Chromatin eine grobkörnige Struktur an. Es entstehen auf diese Weise zwischen den einzelnen Körnern größere Zwischenräume, die die farblos erscheinende Grundsubstanz des Macronucleus durchschimmern lassen. Hier und da treten kleine Vacuolen auf, die eine eintönige, schwache Rosafärbung aufweisen. Die Zahl dieser Vacuolen nimmt mit der Zeit zu. Alle diese Umwandlungen machen den Eindruck einer Quellungserscheinung, die durch übermäßige Flüssigkeitsaufnahme aus dem umgebenden Plasma bedingt wird. Während dieser Zeit zieht sich der Macronucleus immer mehr in die Länge. Da dieser letzte Vorgang nicht gleichmäßig vor sich geht, entstehen an vielen Stellen starke Verengerungen, an welchen sich der Kern einen Augenblick später durchschnürt und in einzelne, anfangs noch ziemlich große, Stücke zerfällt (Fig. 3). Diese Kernzerstückelung ist meistens schon vollendet, bevor die erste (im Microgameten die zweite) Teilung des Micronucleus ihrem Ende nahe ist. Der Zerstückelungsprozeß schreitet weiter fort, bis schließlich die zwei Conjuganten von vielen kleinen Kernpartikelchen ausgefüllt werden. Das Chromatin zeigt sich in denselben in groben unregelmäßigen Klumpen angehäuft (Fig. 3—11). Die Chromatinbrocken nehmen in den einzelnen Stücken allmählich eine oberflächliche Stellung ein, während das chromatinfrei gewordene Centrum lichter erscheint (vgl. besonders Fig. 8, 9). In solchen Stücken merkt man oft kompakt aussehende, homogene kugelige oder ovale Körperchen, die an Plastinnucleoli erinnern. Ich glaube auch, daß dies in der Tat echte nucleolare Gebilde sind, entstanden durch die Zusammenziehung der ihres Chromatins beraubten Plastinsubstanz. Diese Beobachtung spricht sehr viel zugunsten der Anschauung R. Hertwigs über die Natur der Nucleolen. Hertwig nimmt, wie bekannt, an, daß die chromatische Substanz der Zelle durch eine besondere Nucleolar- (Plastin) Masse organisiert wird, welche einigermaßen die Rolle von Kittsubstanz für das Chromatin spielt. Wird die Chromatinmasse durch die Kernumwandlungen anderweitig verteilt (in unserm Fall in großen Klumpen vereinigt), so ballt sich die entblößte Kittsubstanz zusammen und gibt den sogenannten Plastinnucleoli den Ursprung. Durch nachträgliche Chromatineinlagerung können die Plastinnucleoli wieder in Chromatinnucleoli umgewandelt werden. Diese von Hertwig durch Beobachtungen an *Actinosphaerium* gewonnene Anschauung ist später an andern Objekten vielfach bestätigt worden, so von M. Hartmann bei den Reifungs- und Befruchtungsprozessen an Seeigeleiern, von mir bei der Wachstumsperiode

der Eier von *Paludina*, von R. Goldschmidt an den Mastigamöbenkernen (*Mastigina vitrea* und *Mastigella setosa*) usw.

In diesen, wie auch in den späteren Stadien zeigen die Kernstücke schon ganz aufgelockerte Struktur. Man merkt, wie manche dieser Stücke in unregelmäßige Chromatinhaufen zerfallen, um nachträglich vom Plasma ganz resorbiert zu werden. Dieser letzte Prozeß geht langsam vor sich. Noch im Stadium nach beendeter Conjugation, wenn das Tier, schon mit einem neuen Macronucleus versehen, in vegetative Teilung eingetreten ist (Fig. 15—21), sind einzelne Stücke des alten Macronucleus im Plasma vorhanden. Bemerkenswert ist es, daß manche Kernstücke gegen Schluß der Teilungen des Befruchtungskernes und während der andern Stadien der Ausbildung des neuen Macronucleus eine kompaktere Struktur annehmen (Fig. 12—14). Mit der Zeit werden auch diese Stücke immer kleiner und kleiner, gleichsam im Plasma eingeschmolzen, ohne irgend einen direkten Anteil bei der Ausbildung des neuen Macronucleus zu nehmen.

Ausbildung des neuen Kernapparates.

Die acht durch die drei nacheinander folgenden Teilungen des Befruchtungskernes entstandenen Spindeln (Fig. 13) unterscheiden sich beträchtlich in ihrem späteren Schicksal voneinander. Eine von dieser behält noch ihre ovale Form. Die früher der Kernmembran dicht anliegenden Spindelfasern aber ziehen sich unter teilweiser Verschmelzung in der Längsachse des Ovals zusammen (Fig. 14 u. 25). Das Chromatin lagert sich in dicht stehenden Körnern diesem Mittelstreifen auf. Auf diese Weise bildet sich zwischen der Kernmembran und der Chromatinanhäufung ein ganz heller, mit Flüssigkeit gefüllter Raum. Dieses Stadium stellt einen vorübergehenden Ruhezustand dar, ähnlich demjenigen, den wir, wenn auch nicht so stark ausgeprägt, nach jeder Teilung der Micronuclei gesehen haben. Der diese Umwandlungen durchmachende Kern ist der neue Micronucleus. Nach den ersten zwei Zellteilungen nach der Conjugation kehrt er jedesmal in das erwähnte vorübergehende Ruhestadium (Fig. 15—17) zurück, und erst nach der dritten Zellteilung nimmt er seine typische Form an. Diese wird erreicht, indem die dicht angeordnete Chromatinmasse durch Zusammenziehung kugelige Gestalt annimmt. Die oval ausgezogene Membran schrumpft dabei allmählich zusammen (Fig. 18—20), um sich schließlich an die Chromatinmasse eng anzuschmiegen.

Eine ganz andre Richtung schlägt die Entwicklung der übrigen Kerne — Anlagen der neuen Macronuclei — ein. Alle diese runden sich

schnell ab, und die Chromatinsubstanz verstreut sich ganz allmählich auf das inzwischen ausgebildete, sehr feine Netzwerk (Fig. 14, 15). Wird dieses Stadium erreicht, so beginnt die während des ganzen Conjugationsprozesses vollständig unterbrochene Nahrungsaufnahme von neuem, und das Tier beginnt stark zu wachsen. Eine sehr rasche Größenzunahme zeigen auch die Macronucleusanlagen. Die sehr deutlich ausgebildete Kernmembran bläht sich infolge der Flüssigkeitsaufnahme des Kernes auf (Fig. 15). Da die chromatische Substanz dabei über einen größeren Raum verteilt wird, ist das Färbungsvermögen der Kernanlagen sehr gering. Inzwischen hat das Tier die Teilungsgröße erreicht. Der Micronucleus beginnt sich in eine Spindel umzuwandeln. Gleichzeitig sammeln sich die Macronucleusanlagen in zwei Gruppen, deren eine aus vier, deren andre aus drei Kernanlagen besteht, und rücken nach den zwei entgegengesetzten Seiten der Zelle auseinander (Fig. 15). Während diese Umwandlungen vor sich gehen, hat sich schon die Micronucleusspindel durchgeschnürt und haben sich die Teilhälften derselben je einer von den Gruppen der Macronucleusanlagen angeschlossen. Diesen Prozessen folgt die Durchschnürung des Körpers nach. Es entstehen auf diese Weise zwei verschiedenartige Individuen (Fig. 16). Das eine hat vier Macronucleusanlagen, das andre drei. Nach Beendigung dieser ersten Teilung beginnt das Wachstum jeder Tochterzelle von neuem. Gleichzeitig damit erfahren auch die Macronucleusanlagen eine weitere Größenzunahme (Fig. 16, 17). Während derselben zeigt das Chromatin eine starke Zusammenklumpung, wird infolgedessen stärker färbbar und kommt dicht an die Kernmembran zu liegen. In diesem Moment erinnert die Verteilung des Chromatins sehr an den Chromatinzustand im Synapsisstadium der Geschlechtszellen. Die Ursache dieser Erscheinung wird in beiden Fällen die gleiche sein. Für die Zusammenballung des Chromatins im Synapsisstadium habe ich als Grund angenommen, daß dieselbe durch die starken osmotischen Strömungen bedingt wird, die, vom Plasma nach dem Kerninnern gerichtet, die Chromatinschleifen mit sich reißen und zusammenballen (Näheres siehe Popoff 1908).

Die herangewachsenen Tochterzellen teilen sich wieder (Fig. 17). Dabei rücken wieder ganze Macronucleusanlagen auseinander. Es entstehen auf diese Weise 1) aus der Zelle mit vier Macronucleusanlagen zwei Zellen mit je zwei Macronucleusanlagen, 2) aus der Zelle mit drei Macronucleusanlagen: eine mit zwei, die andre mit nur einer Kernanlage. Derselbe Teilungsprozeß wiederholt sich bei den Zellen mit zwei Macronucleusanlagen nochmals (Fig. 18). Es entstehen somit

im ganzen sieben (2 + 2 + 2 + 1) ganz gleichwertige Zellen, jede mit einer Macronucleusanlage und einem Micronucleus. Von diesem Moment ab braucht die Macronucleusanlage nur weiter zu wachsen, um jede von den Zellen in ihren normalen Zustand mit bandförmigem Macronucleus zurückzuführen. Dies geht in folgender Weise vor sich:

Die, wenn auch langsam, doch beständig anwachsenden Macronucleusanlagen haben nach Beendigung der dritten Teilung schon eine beträchtliche Größe erreicht. Dabei merkt man, daß die Chromatinmasse von neuem auf das Kerngerüst zuzuströmen beginnt (Fig. 23). Das Kerngerüst ist anfangs noch sehr deutlich zu sehen. Mit der fortschreitenden Chromatinanhäufung (Fig. 20) beginnt aber der Kern ein kompaktes Aussehen anzunehmen und sich stärker zu färben. Schließlich ist aus der Macronucleusanlage ein großer und dichter Chromatinklumpen entstanden (Fig. 21), welcher sich weiter nur der Länge nach auszuziehen braucht, um den bandförmigen Kern entstehen zu lassen. Manchmal, wie Fig. 19 zeigt, erreichen die Macronucleusanlagen schon vor der dritten Zellteilung eine beträchtliche Größe und ein ganz kompaktes Aussehen. Solche Bilder, trotzdem sie selten vorkommen, könnten die Vermutung erwecken, ob nicht in manchen Fällen der neue Macronucleus durch die Verschmelzung von zwei Kernanlagen entsteht. Zwischenstadien, die solch einen Prozeß wahrscheinlich machen, habe ich nicht gesehen. Es kommt, aller Wahrscheinlichkeit nach, auch hier bei der nächsten Halbierung der Zelle zu einer Verteilung ganzer Kernanlagen.

Bei den nach der Conjugation stattfindenden Teilungen fällt es auf, daß die Zelle sich ohne einen richtig ausgebildeten Macronucleus teilt. Dieses Verhalten steht scheinbar in offenkundigem Widerspruch mit den Folgerungen der Kernplasmarelationslehre in bezug auf die Teilung der Zelle. Von Beobachtungen des Zellwachstums bei den Infusorien ausgehend, hat Hertwig die Auffassung vertreten, daß es infolge des langsamen Wachstums des Kernes im Verhältnis zum Protoplasma, schließlich zu einer starken Verschiebung der Kernplasmarelation zugunsten des Plasmas kommt. Die dadurch erzeugte Spannung (die Kernplasmaspannung) betrachtete er als den auslösenden Faktor für die Zellteilung. Diese Auffassungsweise wurde durch meine und durch die nicht veröffentlichten Messungen Wirzbickis an *Frontonia* bestätigt. Außerdem gelang es mir, die Richtigkeit derselben experimentell nachzuweisen (1908).

Wie ist dann dieser Widerspruch zu erklären? — Ziehen wir in Betracht, daß sofort nach der Ausbildung der Macronucleusanlagen

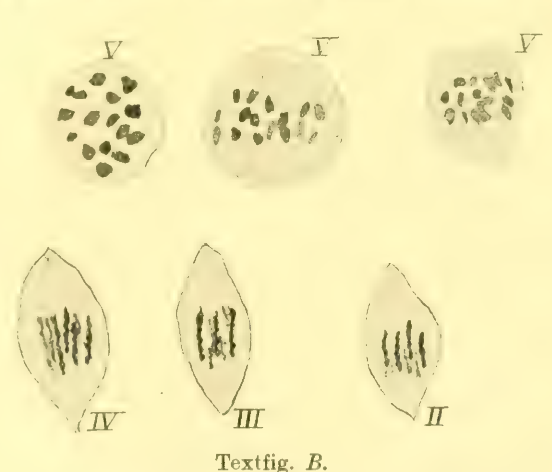
eine ausgiebige Nahrungsaufnahme und starke Assimilationstätigkeit der Zelle einsetzt; beachten wir ferner, daß durch viele experimentelle Untersuchungen (Verworn, Hofer, Prowazek u. a.) festgestellt ist, daß die assimilatorische Tätigkeit der Zelle mit Notwendigkeit das Vorhandensein eines Kernes voraussetzt, so bleiben in unserm Fall nur zwei Möglichkeiten übrig, um die Vorkommnisse bei *Carchesium* in Einklang mit den schon bekannten Tatsachen zu bringen, d. i. entweder wird die Rolle des Kernes von den Resten des alten Macronucleus übernommen, oder aber die Macronucleusanlagen ersetzen funktionell schon vollständig den Kern. Die erste Voraussetzung hat keine große Wahrscheinlichkeit für sich, und zwar aus folgenden Gründen. Jede Tätigkeit des Kernes ist mit einer Größenzunahme desselben verbunden. Bei den Kernresten des Copulanten aber ist nicht nur keine Zunahme der Kernsubstanz vorhanden, sondern die Masse derselben wird durch die Resorption immer geringer. Eine, wenn auch schwache, Größenzunahme zeigen dagegen mit jeder Teilung die Macronucleusanlagen. Sie gewinnen außerdem, besonders während der dritten Teilung ziemlich stark an Chromaticität. Wenn man dabei den Umstand berücksichtigt, daß die anfangs nicht beträchtliche Größe der Kernanlagen, durch die Zahl derselben kompensiert wird, daß ferner, je mehr die Kernanlagen wachsen, desto geringer auch die Zahl derselben in jeder Zelle wird, bis schließlich die Zellen der dritten Generation nur noch eine einzige, aber dafür auch bedeutend größere Kernanlage besitzen, so wird der Schluß berechtigt, daß es bei der assimilatorischen Tätigkeit der Zelle zu einer Wechselbeziehung zwischen Kernanlagen und Protoplasma kommt. Die Teilung der Zelle kann daher auch in diesem Fall ihre Ursache in dem durch diese Wechselbeziehungen verursachten eigenartigen Wachstum von Kern und Protoplasma haben.

Reduktionsfrage.

Die fertig ausgebildeten Chromosomen bei den Micronucleusspindeln von *Carchesium* sind große, gut abgegrenzte Gebilde. Sie sind aber von äußerst kurzer Dauer und daher selten zu Gesicht zu bekommen. Der Micronucleus, sowohl der Micro- wie auch der Macrogameten, tritt in die Conjugation mit 16 Chromosomen ein. Infolgedessen müssen die Teilungen, die zur Ausbildung der Microgameten führen, gewöhnliche Äquationsteilungen gewesen sein. Direkt konnte ich die Chromosomenzahl während derselben nicht ermitteln. Gleichwertig ist auch die erste Teilung des Micronucleus im Microgameten.

Es entstehen somit zwei Micronuclei mit je 16 Chromosomen. Bei der nächsten Caryokinese findet keine Spaltung der Chromosomen statt, sondern es wandern je acht Chromosomen nach den Polplatten zu. So kommt es, daß in der Äquatorialplatte der sich zu einer neuen Caryokinese anschickenden vier Micronuclei nur acht Chromosomen vorhanden sind. Die jetzt nachfolgenden zwei Teilungen sind wieder Äquationsteilungen, denn in allen aus denselben entstandenen Micronuclei konnte ich acht Chromosomen zählen (Stadium mit acht Micronuclei; — in dem fertig ausgebildeten Geschlechtskern selbst konnte ich die Chromosomen nicht zählen). So weit die Vorgänge im Microgameten.

Von den drei Teilungen, welche der Micronucleus des Macrogameten durchmacht, ist die erste eine Reduktions-, die andern zwei Äquationsteilungen. Diese Teilungen verlaufen nach dem gleichen Schema wie im Microgameten. Der ausgebildete Geschlechtskern besitzt auch hier die reduzierte Chromosomenzahl[1]. Im Befruchtungskern wird deswegen wieder die normale Zahl — 16 — Chromosomen hergestellt. Dieselbe konnte ich zwar nicht am Befruchtungskern selbst feststellen, wohl aber in den nachfolgenden vier- und achtkernigen Stadien. Diese letzten Befunde beweisen, daß die drei Teilungen des Befruchtungskernes Äquationsteilungen sind (Textfig. *B*).



Textfig. *B*.

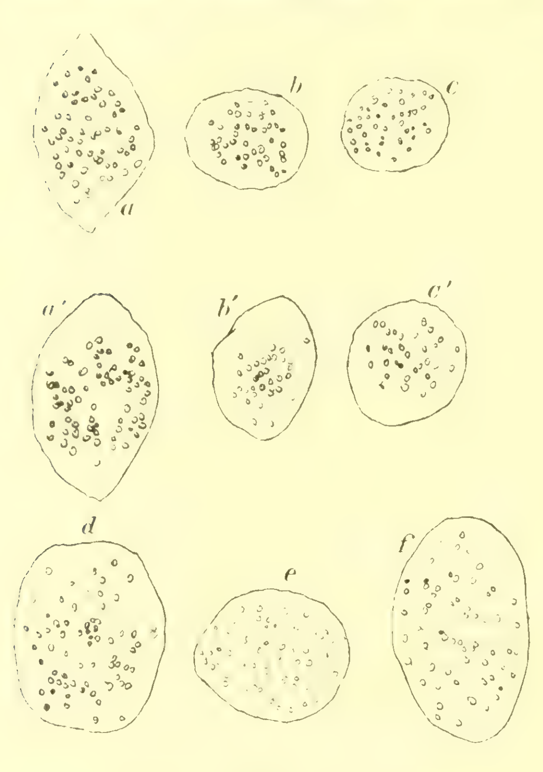
II, Vier-Spindelstadium, Macrogameten, vor der Befruchtung; *III*, Acht-Spindelstadium, Microgameten; *IV*, Geschlechtskern, Macrogameten; *V*, Vier-Spindelstadium, nach der Befruchtung.

Kurz zusammengefaßt, sind die gemachten Befunde folgende:

[1] Wenn wir die Micronucleusteilungen vor der Ausbildung des Befruchtungskernes überblicken, so fällt gleich ins Auge, daß die erste Micronucleusteilung im Microgameten eine besondere Stelle gegenüber den andern behauptet: erstens kommt diese Teilung nur dem Microgameten zu; zweitens besitzen die aus ihr entstehenden Kerne noch die normale Chromosomenzahl, und drittens ist zwischen dieser und den nachfolgenden Teilungen ein Ruhestadium eingeschaltet.

Alle die zugrunde gehenden Kerne, sowohl im Micro- wie im Macrogameten, besitzen die reduzierte Zahl von acht Chromosomen. Ebenfalls acht Chromosomen weisen auch die Geschlechtskerne auf. Die aus der Teilung des Befruchtungskernes entstandenen Anlagen des neuen Kernapparates besitzen wieder die normale Zahl von Chromosomen.

Den Verlauf der Reduktionsteilungen kann man auch durch Beobachten an Vorbereitungsstadien der Äquatorialplatte, bei welchen das Chromatin noch über die ganze Spindel verstreut ist, erschließen. Die von solchen Stadien gezeichneten Bilder sind in der Textfig. *C* wiedergegeben. Es fällt gleich ins Auge, daß die Chromatinkörnchen bei den noch nicht reduzierten Kernen weit zahlreicher und dichter aneinander gelagert sind, wie bei den reduzierten. Es erwies sich, daß die Zahl dieser Körnchen eine ziemlich konstante ist. So besitzen die nicht reduzierten Kerne 72 bis 80, die reduzierten 28—38 Chromatinkörnchen, oder durchschnittlich genommen verhält sich die Zahl der Chromatinkörnchen wie 72 : 36. Dieses Ergebnis erinnert an die Befunde Eisens über die Struktur der Chromosomen bei *Batrachoseps*. Er konnte an diesem Objekt feststellen, daß jedes Chromosom sich aus einer bestimmten Zahl gleich angeordneter Chromatinkörnen zusammensetzt.



Textfig. *C*.
Vor der Befruchtung: *a*, Zwei-, *b*, Vier-, *c*, Acht-Spindelstadium im Microgameten; *a'*, Ein-, *b'*, Zwei-, *c'*, Vier-Spindelstadium im Macrogameten. Nach der Befruchtung: *d*, Zwei-, *e*, Vier-, *f*, Acht-Spindelstadium.

Schon im Jahre 1889 hatte Hertwig bei Untersuchung der Con-

jugation von *Paramaecium aurelia* schätzungsweise angegeben, daß die Zahl der Chromatinelemente bei den ausgebildeten Geschlechtskernen halb so groß ist wie bei den vorhergehenden Micronucleusspindeln. Die ersten genauen Angaben über das Vorhandensein einer Reduktionsteilung bei den Infusorien stammen aber vom Jahre 1904 von HANS PRANDTL her. Er konnte an *Didinium nasutum* feststellen, daß in der zweiten Reifungsteilung ganze Chromosomen ohne vorhergehende Spaltung verteilt werden. Diese einfache Reduktionsweise wurde zum erstenmal von GOLDSCHMIDT (1904) bei den Reifeteilungen der Eier von der Distomee Zoogonus mirus beobachtet. Diese Reduktionsweise scheint bei den Infusorien allgemein verbreitet zu sein, denn außer von mir bei *Carchesium* wurde sie von ENRIQUES auch bei *Opercularia* gefunden.

Störungen im Conjugationsverlauf.

Zum Schluß möchte ich einige bei der Conjugation von *Carchesium* öfters vorkommende Abweichungen von dem normalen Gange erwähnen. Sehr oft findet man Macrogameten mit zwei anhaftenden Microgameten. Die einleitenden Conjugationsvorgänge bei allen drei Conjuganten laufen anfangs durchaus normal und vielfach synchronisch ab. Diese Fälle sind vielfach beobachtet worden und finden ihr Gegenstück in der Polyspermie der Metazoen, denn auch hier kommt nur einer der Microgameten bei der Ausbildung des Befruchtungskernes in Betracht.

Viel interessanter sind jene Fälle, wo die Macrogameten beim Ausbleiben der Conjugation die weitere Entwicklung selbständig antreten. Man sieht bei solchen Tieren den Macronucleus anschwellen (Fig. 22), das Chromatin grobkörnig werden und die daran sich anknüpfenden Stadien des Kernzerfalls auftreten. Auch der Micronucleus beginnt die Umwandlungen, die zur Ausbildung der Spindel führen. Niemals habe ich aber gesehen, daß die begonnene Teilung des Micronucleus zu Ende geführt wurde. Alle diese Prozesse sind wohl als Beginn einer parthenogenetischen Entwicklung aufzufassen, die nach kurzer Zeit zum Stillstand kommt. Die Zelle geht dann an Zerfallserscheinungen allmählich zugrunde. Solche Fälle von eingeleiteter Parthenogenese berichtet HERTWIG bei *Paramaecium*. Ich konnte dieselben außer an *Paramaecium* noch an *Stylonychia* beobachten. Ähnliche Vorkommnisse sind vielfach auch bei den Metazoen berichtet worden (z. B. bei den Seeigeleiern — von HERTWIG, BOVERI, VIGUIER, usw.).

Die hier gemachten Mitteilungen über *Carchesium polypinum* bestätigen und vervollständigen die klassischen Untersuchungen MAUPAS' über die Conjugation von verschiedenen Vertretern der Ordnung der Peritrichen. Die Befunde an *Carchesium* stehen außerdem so ziemlich in allen Punkten im Einklang mit den Angaben ENRIQUES' über die Conjugationsvorgänge bei *Opercularia coarctata.* In eine Besprechung der Literatur über die Conjugation der peritrichen Infusorien werde ich mich nicht einlassen, da dies in trefflicher Weise noch von MAUPAS geschehen ist. Ich möchte nur einiges über unsre bisherigen Kenntnisse der Conjugation von *Carchesium polypinum* erwähnen.

Im Jahre 1875 konnte BALBIANI außer dem äußeren Verlauf der Conjugation noch die Zerstückelung des Macronucleus beobachten. Er läßt aus diesen Stücken den neuen Kernapparat entstehen, eine Behauptung, die sich durch alle späteren Untersuchungen als falsch erwiesen hat. Ein Jahr später, 1876, beschreibt BÜTSCHLI in seinen grundlegenden Untersuchungen über die Conjugation der Infusorien sehr genau auch einige Stadien von der Rekonstruktion des neuen Kernes bei *Carchesium.* Am weitesten ist hier MAUPAS gekommen. Er konnte alle die meinen Fig. 1, 2, 5, 10, 12, 13, 14 entsprechenden Stadien beobachten.

Andre Angaben über die Conjugation von *Carchesium* existieren, soweit ich ermitteln konnte, nicht.

Vergleichende Betrachtungen über die Conjugation der Infusorien und die generativen Vorgänge bei andern Protozoen.

Wenn wir die Conjugationsvorgänge, wie sie sich bei *Carchesium* und den andern peritrichen Infusorien abspielen, überblicken, so ergibt sich das folgende Bild: Nach Beendigung der Teilungen, die zur Bildung der Microgameten führen, kommt es zu einer Zusammenfügung von Micro- und Macrogameten. Dieselbe bleibt zuerst noch ganz oberflächlich. Während dieser Zeit spielen sich in den Conjuganten die Micronucleuscaryokinesen ab, die denjenigen entsprechen, welche vor der Vereinigung der Geschlechtsprodukte im Tier- und Pflanzenreich allgemein vorkommen, das sind die Reifeteilungen. Die Homologie dieser zwei Prozesse wurde schon von MAUPAS, HERTWIG, BÜTSCHLI, BOVERI u. a. angenommen. Die Befunde in dieser Richtung bei *Didinium, Opercularia* und *Carchesium* bestätigen vollkommen diese Anschauung. Von den durch diese Reduktionsteilungen entstandenen vier Micronuclei[1] wandelt sich nur einer nach nochmaliger

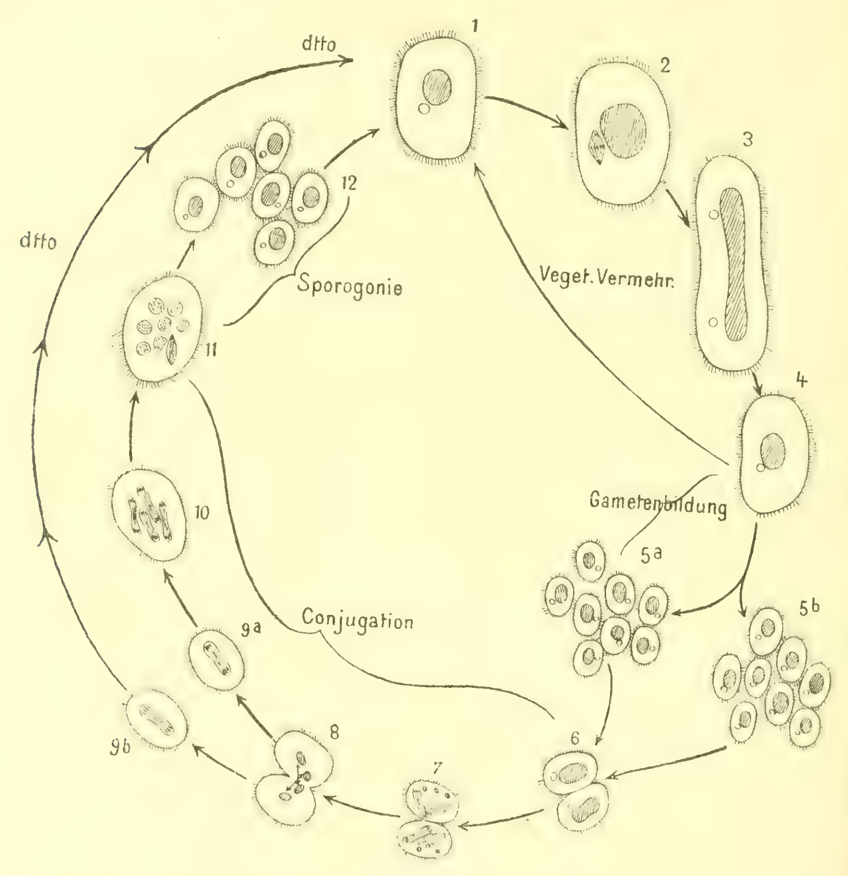
[1] Im Microgameten der Peritrichen acht. Die Bedeutung dieser einen überzähligen Teilung werde ich später zu besprechen haben.

Halbierung in den Geschlechtskern um, die übrigen drei (bzw. sieben) dagegen gehen wie die Richtungskörperchen aller andern Tiere zugrunde. Wenn wir die den Infusorien allein eigentümliche Teilung des Geschlechtskernes, die, wie wir später sehen werden, nur eine unbedeutende, den Verhältnissen der Infusorien entsprechende Abänderung des Geschlechtsvorganges darstellt, vorerst außer acht lassen, so bleibt der übrige Verlauf des Conjugationsvorganges den Befruchtungsvorgängen bei den andern Tieren ähnlich: es entsteht durch die Vereinigung der Geschlechtskerne ein Befruchtungskern. Nach einer bestimmten Zahl aufeinander folgender Teilungen entstehen aus demselben acht Kerne. Einer davon bildet sich in den Micronucleus um, die andern werden bei den nachfolgenden Teilungen des Copulanten auf sieben Individuen verteilt.

Trotzdem die meisten auf die Geschlechtsvorgänge untersuchten Infusorien im großen und ganzen einen ähnlichen Verlauf wie den oben geschilderten zeigen, bestehen doch in fast jeder Infusorienordnung, wenn auch kleine, so doch charakteristische Unterschiede. Z. B. die eine überzählige Teilung des Micronucleus im Microgameten der Peritrichen. Dieselbe kommt nur noch bei dem Hypotrichen-Euplotes vor, hier gleichzeitig in den beiden conjugierenden Tieren. Ziemlich große Verschiedenheit herrscht ferner in der Zahl der Teilungen, die der Befruchtungskern durchmacht. In der Ordnung der Peritrichen beläuft sich gewöhnlich diese Zahl auf drei. Es kommen aber auch hier Ausnahmen vor. So berichtet ENRIQUES, daß es bei *Opercularia* nur ausnahmsweise zu einer dritten Teilung kommt. Drei Teilungen des Befruchtungskernes sind außerdem noch bei *Paramaecium caudatum* und *Cryptochilum nigricans* beobachtet worden (MAUPAS). Dagegen finden sich bei *Paramaecium bursaria* (MAUPAS, HAMBURGER), *P. aurelia* (MAUPAS, HERTWIG), beim *Colpidium*, *Oxytricha* (MAUPAS) usw. nur zwei solche Teilungen, um bei *Chilodon* auf nur eine hinunterzusinken.

Alle diese Beispiele zeigen, daß der Conjugationsprozeß bei den Infusorien durchaus nicht immer nach ein und demselben Schema verläuft, wie man es meistens anzunehmen gewöhnt ist. Fügen wir noch hinzu das Vorhandensein von Teilungen, die in vielen Fällen der Vereinigung der Conjuganten voran gehen, so haben wir ein ganz buntes Bild von Ausnahmen und Abweichungen, welche die scheinbare Einheitlichkeit der Geschlechtsvorgänge bei den Infusorien in hohem Maß stören. So z. B. gehen der Conjugation von *Leucophrys patula*, *Prorodon teres*, *Enchelys farcimen* eine große Zahl (vier

bis sechs und noch mehr) schnell aufeinander folgende Teilungen voraus, die dazu führen, daß die Größe der in Conjugation tretenden Individuen im Vergleich zur normalen Größe der Art eine sehr viel geringere ist. Genau solchen, wenn auch in beschränkterer Zahl vorkommenden Teilungen, gewöhnlich zwei oder auch mehr, ist, wie die Angaben HERTWIGS [*Paramaecium aurelia*, *Dileptus* (Hertwig, zwei Teilungen),



Textfig. *D.*
Entwicklungskreis eines Infusors.

Didinium (Maupas, vier Teilungen)] und MAUPAS (*Paramaecium caudatum*, *Loxophyllum fasciola*, *Spirostomum teres*, *Climacostomum virens*, *Onychodromus grandis*) übereinstimmend bekunden, auch die geringere Körpergröße der Conjuganten der oben erwähnten Arten zuzuschreiben. Dagegen fehlen diese Teilungen (die Hungerteilungen HERTWIGS für *Paramaecium*, *Dileptus* usw.) vollkommen dem *Paramaecium bursaria*,

Colpidium colpoda, *Glaucoma scintillans*, *Chilodon uncinatus*, *Cryptochilum nigricans*, *Stylonychia pustulata* und *Euplotes patella* (Angaben nach MAUPAS).

Unveränderlich bleiben deshalb in der Klasse der Infusorien nur noch die Prozesse, die zur Ausbildung des Geschlechts- und des Befruchtungskernes führen. Im Stamm der Protozoen sind aber diese letzterwähnten Prozesse, die bei den Metazoen allein erhalten geblieben sind, gewöhnlich mit andern nicht minder charakteristischen und wichtigen Vorgänge verknüpft, die jeder der Protozoenklassen ein besonderes Gepräge verleihen. So z. B. unterscheidet sich der Entwicklungskreis der Rhizopoden von demjenigen der Sporozoen und Flagellaten. Während aber zwischen diesen drei Entwicklungscyclen Übergangsstadien vorhanden sind, die die Zurückführung derselben zu einem ursprünglicheren, gemeinsamen Typus ermöglichen und dadurch die charakteristischen Unterschiede ihrerseits als eine Anpassung an die jeweiligen Existenzbedingungen der einzelnen Klassen hervortreten lassen, bleiben bis jetzt die Fortpflanzungsvorgänge der Infusorien scheinbar ganz abseits von denjenigen der andern Protozoen stehen.

Allerdings fehlt es auch hier nicht an Versuchen, welche die scheinbare Kluft zu überbrücken bemüht sind. Im nachfolgenden werde ich die wichtigsten derselben kurz besprechen und dabei einige Einzelheiten hervortreten lassen, die für unsre späteren Betrachtungen von Wichtigkeit sind.

Zwei Gesichtspunkte sind es, unter welchen die Conjugation der Infusorien betrachtet werden kann. Entweder ist die Conjugation der primitivere Vorgang der geschlechtlichen Fortpflanzung, von dem aus erst später die Copulation sich weiter ausgebildet hat, oder aber die Conjugation stellt nur eine Abweichung von dem ursprünglicheren Copulationsvorgange dar.

Die erste dieser Ansichten ist von LANG in seinem Potozoenbuch vertreten worden. »Zweifellos ist die totale Caryogamie, oder wie sie häufig genannt wird, die Copulation, aus der partiellen hervorgegangen. Letztere ist die primitivere Erscheinung, erstere eine in der Richtung des Befruchtungsvorganges der Metazoen weiter gebildete.« In den 6 Jahren seitdem LANG dies schrieb, haben sich unsre Kenntnisse über die Befruchtungsprozesse bei Protozoen bedeutend vertieft, und die Vorgänge bei *Noctiluca*, *Monocystis*, *Actinophrys sol*, die früher als Conjugation gedeutet wurden und die LANG als Beweise für seine Behauptung benutzte, haben sich als echte Copulationsvorgänge herausgestellt. Die Conjugation bleibt demnach nur auf die Infusorien und,

nach den Untersuchungen SCHAUDINNS (1903), auch noch auf *Entamoeba coli* beschränkt. Bei dieser geringen Verbreitung des Conjugationsvorganges bei den niederen Protozoenklassen ist es zum mindesten sehr zweifelhaft, daß derselbe gegenüber dem sonst bei den Protozoen fast allgemein vorkommenden Copulationsvorgange eine primitive Stellung beanspruchen darf. Viel wahrscheinlicher scheint mir die andre von BÜTSCHLI, BOVERI, LÜHE, ZIEGLER, GOLDSCHMIDT und VERSLUYS vertretene Meinung zu sein, wonach die Copulation der primitivere Vorgang ist, aus welchem erst später die Conjugation sich weiter entwickelt hat.

Eine nähere Durchführung des möglichen Verlaufes dieser Entwicklung hat BOVERI schon 1892 gegeben. In neuester Zeit (1904) ist VERSLUYS, ohne anfangs die Arbeiten BOVERIS zu kennen, zu ähnlichen Ansichten gekommen. Ich werde deshalb die Ausführungen dieser zwei Forscher gemeinsam betrachten. Bei ihrem Erklärungsversuch gehen sie von der totalen Verschmelzung erwachsener Individuen aus, also von einer Befruchtung ohne vorhergehende Gametenbildung, »nicht nur deswegen, weil bei den Infusorien die Befruchtung zwischen erwachsenen Individuen stattfindet« (VERSLUYS) (gesperrt von mir), sondern auch weil dieser Vorgang nach der Auffassung der Autoren eine einfachere Stufe überhaupt bei dem Geschlechtsvorgange darstellen soll. »Als primitiven Vorgang der Befruchtung, von welchem wir die Conjugation der Infusorien ableiten können, glaube ich demnach folgenden Vorgang annehmen zu dürfen: zwei normale, erwachsene, wenn auch oft kleine Individuen, vereinigten sich vollständig zu einem Individuum mit einem Kern; der Verschmelzung gingen zwei Reduktionsteilungen der Kerne voraus, und es folgte der Befruchtung sehr bald eine Zweiteilung der Zygote . . .« (VERSLUYS). Diese ursprüngliche Form, fährt VERSLUYS fort, ist mit der Komplikation des Baues der Copulanten umgeändert worden. Durch die Differenzierung des Cilienkleides und der Pellicula ist eine Verlangsamung in dem Prozeß der Verschmelzung bedingt worden. Es »läßt sich demnach erwarten, daß die beiden Reduktionsteilungen schon vollendet waren zu einer Zeit, wo die Zellkörper noch lange nicht in genügender Ausdehnung verschmolzen waren, um die Vereinigung der beiden Kerne zu gestatten.« Infolgedessen kam es dazu, daß die erste Kernteilung nach der Befruchtung hier schon vor derselben eintrat und so Wander- und stationären Kern lieferte, ein Vorgang, der zu einer Kreuzbefruchtung führen mußte. Diese letzte Annahme erklärt in der Tat die Einschaltung dieser den Infusorien allein eigentümlichen Teilung in

Wander- und stationäre Kerne in einer befriedigenden Weise, trotzdem der Ausgangspunkt der ganzen Erklärung, wie ich es zu beweisen versuchen werde, den tatsächlichen Vorkommnissen bei den Infusorien nicht entspricht.

In ganz andrer Richtung bewegt sich dagegen die Erklärung LÜHES. Er sucht die Beziehungen zwischen Copulation und Conjugation in folgender Weise klarzulegen[1]. »Die Conjugation der Infusorien kann wie die Copulation zwischen einander gleichen, oder zwischen einander ungleichen Individuen stattfinden, sie darf indessen mit Rücksicht auf die vorübergehende Natur der Aneinanderlagerung der beiden conjugierenden Individuen nie mit der (isogamen bzw. anisogamen) Copulation direkt verglichen werden, sondern höchstens mit der Aneinanderlagerung von Gametocyten, deren Sprößlinge später zur Copulation schreiten werden (wie bei den Gregarinen oder bei den Coccidiengattungen *Adelea*, *Klossia* und *Legerella*). Dieser Vergleich wird von dem Vortragenden dann auch für den weiteren Verlauf der Befruchtungsvorgänge durchgeführt, speziell für *Paramaecium* und *Adelea*. Die Conjugation der Infusorien erscheint hiernach in der Tat von der Copulation andrer Protozoen ableitbar, sobald man nur die Teilung des Nebenkernes der Infusorien mit der Schwärmer (Microgameten)-Bildung bei andern Protozoen in Parallele stellt (von mir gesperrt). Tut man dies, so besteht der wesentliche Unterschied zwischen der Conjugation von *Paramaecium* und der Copulation von *Adelea ovata* darin, daß bei *Adelea* ein sexueller Dimorphismus besteht und nur das eine der beiden sich aneinander lagernden Individuen (der Microgametocyt) Schwärmer (die Microgameten) bildet, während bei *Paramaecium* die beiden conjugierenden Individuen einander gleich sind, daher auch beide Schwärmer bilden und sich wechselseitig befruchten. Die Differenzen zwischen der Conjugation der Infusorien und der Copulation der Gregarinen scheinen auf den ersten Blick vielleicht größer, lassen sich aber darauf zurückführen, daß bei den Infusorien die Schwärmerbildung insofern rudimentär geworden ist, als die Schwärmer das Stadium selbständiger Zellen überhaupt nicht mehr erreichen. Der Vortragende glaubt daher, daß die Conjugation der Infusorien ebenso wie die ovogame Copulation aus der isomicrogamen Copulation hervorgegangen

---

[1] Das Original der Arbeit von LÜHE konnte ich mir nicht verschaffen. Ich fand aber ein zusammenfassendes Referat über dieselbe in der Schrift VERSLUYS »Über die Conjugation der Infusorien«, das ich hier wiedergebe.

ist.« Ganz ähnliche Gedanken hat 2 Jahre später auch R. GOLDSCHMIDT, unabhängig von LÜHE, ausgesprochen.

Diese Erklärungsweise enthält die richtige Idee, daß sich in dem Conjugationsprozeß der Infusorien Spuren einer früher stattgehabten Gametenbildung nachweisen lassen. In der Form aber, wie dieser Gedanke durchgeführt ist, kann er, meines Erachtens, nicht ohne weiteres eine allgemeine Gültigkeit beanspruchen, und dies aus folgenden Gründen.

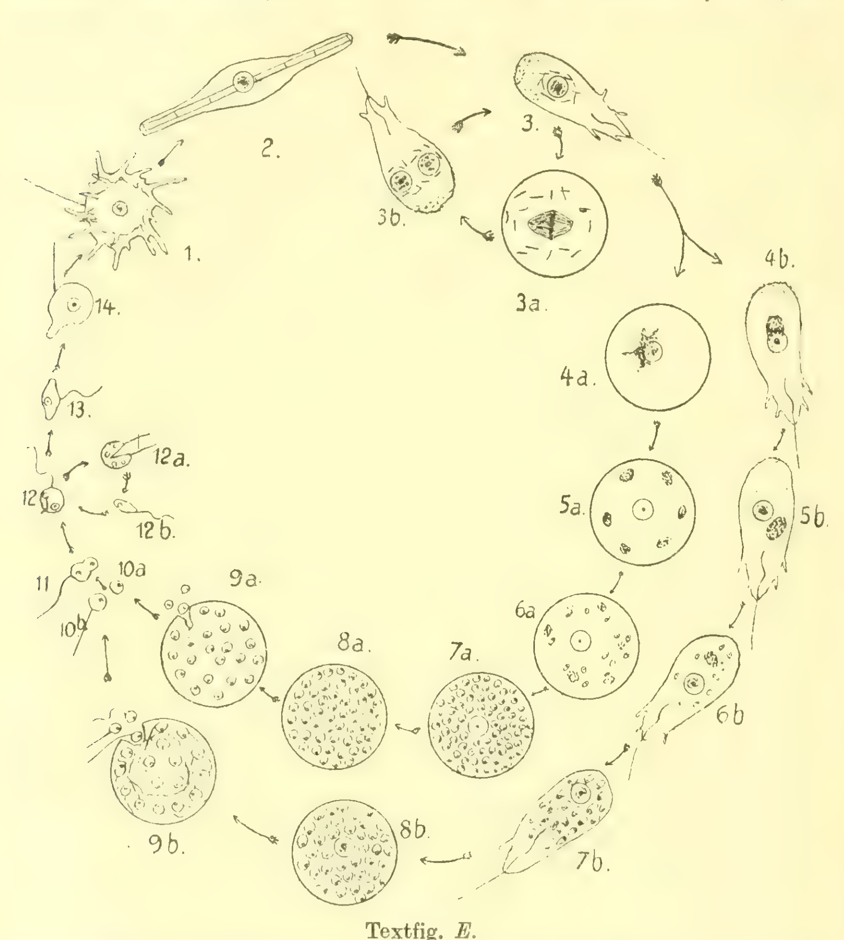
Die Untersuchungen an Sporozoen von SCHAUDINN, LÉGER, KUSCHAKEWITSCH usw., diejenigen SCHAUDINNS, HERTWIGS, GOLDSCHMIDTS u. a. an Rhizopoden zeigen, daß der Gametenbildung echte Reduktionsprozesse folgen. Bei einer Vergleichung von generativen Vorgängen muß diese gesetzmäßige Nacheinanderfolge der Erscheinungen berücksichtigt werden, denn sonst laufen wir Gefahr, einander nicht ganz entsprechende Momente zu vergleichen. Dies ist bei der Durchführung der Gedanken von LÜHE und GOLDSCHMIDT zum Teil geschehen. Die Micronucleusteilungen der Infusorien sind Reifeteilungen und deswegen nur mit den Reduktionsteilungen, die sich meistens erst in den schon ausgebildeten Gameten selbst abspielen, zu vergleichen. Die Ansicht, daß die Reduktionsteilungen überhaupt nichts andres als rudimentär gewordene Teilungen darstellen, hat viel Wahrscheinlichkeit für sich (vgl. z. B. die Entstehung der Spermatiden, wo diese Teilungen noch ganz normal verlaufen), nichtsdestoweniger bleiben aber diese zwei Teilungen im ganzen Tierreich als etwas scharf abgegrenztes erhalten und dürfen deswegen nicht mit andern Teilungen verwechselt werden. Dies muß besonders dann berücksichtigt werden, wenn die Reduktionsteilungen in den beiden zu vergleichenden Objekten (in unserm Fall Infusorien und Sporozoen) in genau derselben charakteristischen Weise auftreten. Sind diese meine Auseinandersetzungen berechtigt, so trifft die von LÜHE und GOLDSCHMIDT vertretene Auffassung nur in Ausnahmefällen zu, nämlich in den Fällen, wo es zu überzähligen Teilungen des Micronucleus kommt (siehe S. 520). Eine notwendige Beschränkung erfährt dabei auch der von diesen beiden Autoren durchgeführte Vergleich der zwei Conjuganten der Infusorien mit den Gametocyten der Sporozoen — wie dies aus den nachfolgenden Auseinandersetzungen hervortreten wird.

Alle die erwähnten Versuche sind, trotz der darin enthaltenen trefflichen Auffassungen, nicht imstande, eine befriedigende Erklärung für die oben hervorgehobene Verschiedenheit, die in der Conjugation der Infusorien herrscht, zu geben. Sie berücksichtigen außerdem gar

nicht die der Conjugation in vielen Fällen vorangehenden, schnell aufeinander folgenden Teilungen. Ein Versuch, dieselben zu erklären, hat bis jetzt nur R. Hertwig gemacht. Von seinen Beobachtungen an *Paramaecium aurelia* und *Dileptus*, bei welchen Infusorien er die Zahl dieser Teilungen — der Hungerteilungen, wie sie Hertwig nannte — jedesmal auf zwei berechnete, ausgehend, hat Hertwig die Ansicht vertreten, daß dieselben den Reifeteilungen der Geschlechtszellen der Metazoen gleichzusetzen sind. Das Vorkommen der Reduktionsteilungen der Micronuclei dagegen sei eine Neuerwerbung der Infusorien, bedingt durch die ausgesprochene Doppelkernigkeit derselben. Jeder von den Kernen reift vor der Conjugation ganz selbständig. Ich glaube aber annehmen zu dürfen, daß diese Hungerteilungen — ich möchte für dieselben den Namen gametenbildende Teilungen gebrauchen — (die Gründe dafür werden aus den nachfolgenden Auseinandersetzungen von selbst klar werden) auch eine andre, mir viel einleuchtender erscheinende Deutung zulassen. Nach der Auffassung Hertwigs haben wir zu erwarten, daß die Zahl der gametenbildenden Teilungen immer eine und dieselbe — zwei — bleibt. Außerdem aber müssen diese Teilungen, da sie Ausdruck eines prinzipiell wichtigen Prozesses sein würden, bei allen Infusorienarten, ohne Ausnahme, vorkommen. Dies ist aber, soweit es sich aus den bisherigen Untersuchungen ersehen läßt, nicht der Fall. Ich habe oben schon viele Fälle (*Chilodon uncinatus*, *Colpidium colpoda*, *Paramaecium bursaria* usw.) angeführt, wo diese gametenbildenden Teilungen gänzlich fehlen. Nicht ganz gut vereinbar mit der Auffassung Hertwigs sind ferner auch diejenigen Fälle (*Leucophrys patula*, *Prorodon teres*, *Enchelys* usw.), wo die Zahl der gametenbildenden Teilungen weit höher als zwei ist.

Angesichts dieser großen Schwankungen in der Zahl und dem Vorkommen der gametenbildenden Teilungen, und der Tatsachen, daß dieselben, dort wo sie vorhanden sind, sich ohne Ausnahme unmittelbar vor der Conjugation einzustellen pflegen, und daß die durch diese Teilungen gelieferten Conjugationstiere weiter die jeder Geschlechtszelle zukommenden Reifeteilungen durchmachen, glaube ich mich zu der Annahme berechtigt, daß die gametenbildenden Teilungen (die Hungerteilungen) vollkommen gleichwertig denjenigen Prozessen sind, welche bei den andern Protozoen zu der Bildung der Gameten führen. Sie sind bei den Infusorien, bei denen sie vorkommen, als Ausdruck früher allgemein herrschender Zustände aufzufassen und ermöglichen deswegen eine Verknüpfung der Conjugationserscheinungen bei den Infusorien mit den Geschlechts-

vorgängen andrer Protozoenklassen. Die in den meisten Fällen starke Abnahme der Zahl solcher gametenbildenden Teilungen und die deswegen nicht so auffallend erscheinenden Größenunterschiede zwischen Gameten (den conjugierenden Infusorien) und Gametocyten (dem



Textfig. *E*.

Entwicklungskreis von *Mastigina vitrea* (nach R. GOLDSCHMIDT). *1—3*, vegetative Vermehrung; *4a—9a*, Ausbildung der Macrogameten; *4b—9b*, Ausbildung der Microgameten; *10—11*, Gametencopulation; *12*, *12a*, *12b*, Flagellatenstudium, Vermehrung desselben; *13—14*, Umbildungsstadien des Flagellaten zur ausgewachsenen Mastigamoeba.

Infusor vor den gametenbildenden Teilungen) sind die Ursachen gewesen, diese Teilungen bis jetzt ganz unberücksichtigt zu lassen und als nicht zur geschlechtlichen Fortpflanzung gehörig zu betrachten.

Es läßt sich deswegen, den obigen Erwägungen gemäß, der Fortpflanzungskreis der Infusorien in folgender Weise darstellen (siehe

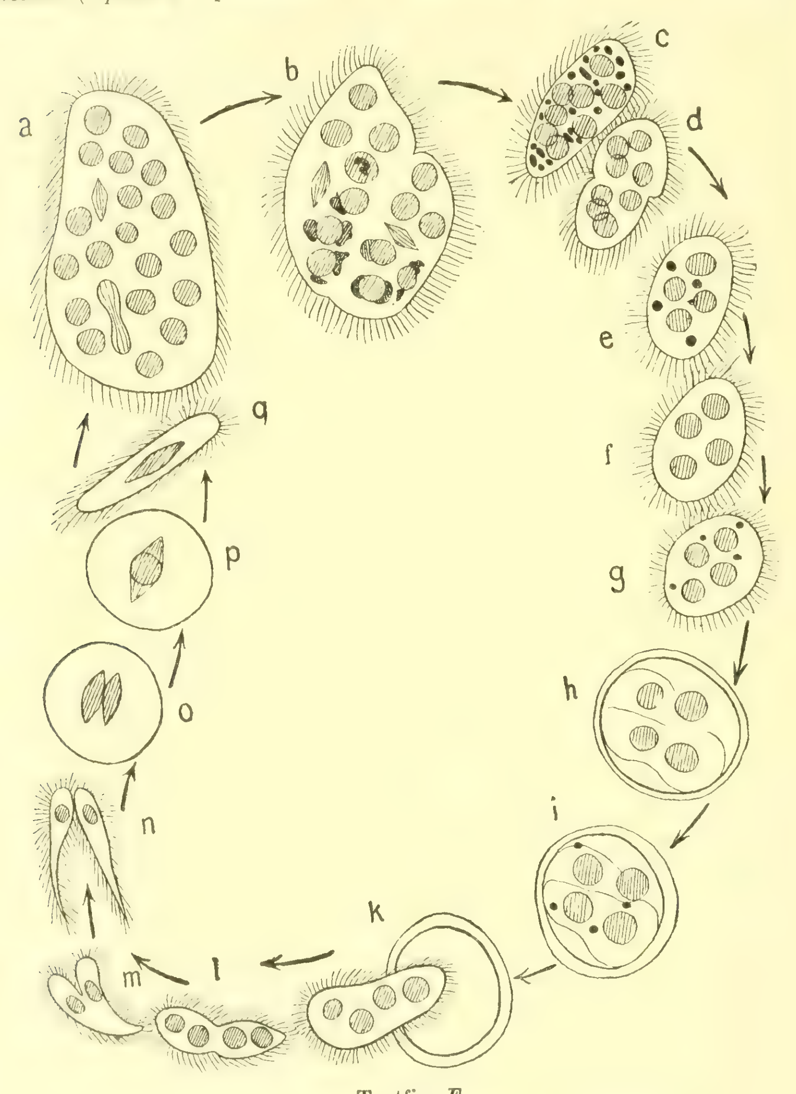
Textfig. *D*). Nach einer je nach den Arten und den Lebensbedingungen der Infusorien verschieden großen Zahl von agamen Teilungen gerät die ganze daraus entstandene Infusoriengeneration in einen Zustand tiefer Depression, welcher die geschlechtliche Fortpflanzung auslöst. Dieselbe beginnt mit einer Anzahl rasch aufeinander folgender Teilungen, die ganz gleichwertig (Äquationsteilungen) sind und entweder ohne oder doch mit nur geringen dazwischenliegenden Wachstumsperioden verlaufen. Die auf diese Weise entstandenen Gameten sind je nach der Zahl der vorhergegangenen Teilungen verschieden groß. Jeder Gamet macht nun zwei Reifeteilungen durch, und der Prozeß verläuft weiter, wie ich ihn zu Eingang dieses Kapitels für die peritrichen Infusorien geschildert habe.

Der hier auf Grund der bis jetzt bekannten Tatsachen über die Lebensgeschichte (agame und geschlechtliche Fortpflanzung) der Infusorien aufgestellte Cyclus zeigt in der Tat eine nicht zu verkennende Ähnlichkeit mit der Lebensgeschichte vieler genau untersuchter Rhizopoden, Sporozoen und Flagellaten.

Um mich nicht allein mit allgemein gehaltenen Erwägungen über die Ähnlichkeit des Lebenscyclus der Infusorien und der andern Protozoen zu begnügen, gebe ich hier zum Vergleich den Lebenscyclus einer neulich von R. Goldschmidt mit allen Einzelheiten untersuchten Mastigamöbe: *Mastigina vitrea* (Textfig. *E*). Die Parallele zwischen diesen zwei Entwicklungscyclen tritt ohne weiteres hervor. Die von diesem für die meisten Protozoen gültigen Schema sich bemerkbar machenden Abweichungen betreffen folgende Punkte: 1) Ob die Bildung der Gameten im encystierten (manche Amöben, alle Gregarinen, Coccidien usw.) oder in freiem Zustand (viele Rhizopoden, Flagellaten, Mastigamöben, Hämosporidien usw.) vor sich geht, 2) ob der Körper des Gametocyten gleichzeitig mit der Entstehung der Gametenkerne in einzelne Gameten zerfällt, oder ob der Zerfall des Körpers der Ausbildung der Gametenkerne folgt, 3) ob ferner bei den, nach der Ausbildung des Befruchtungskernes folgenden Teilungen sich dieselben Verschiedenheiten, wie die unter Punkt 2 erwähnten einstellen, 4) ob die Zahl dieser letzterwähnten Teilungen sehr groß ist oder aber dieselben ganz verschwunden sind. Alles das sind Erscheinungen nur sekundärer Natur, entstanden durch die verschiedenen Lebensbedingungen der einzelnen Protozoenordnungen (Parasitismus, Wirtswechsel usw.). Eine prinzipielle theoretische Bedeutung kommt denselben nicht zu.

Die hier vertretene Auffassung der Fortpflanzungserscheinungen der Infusorien läßt die herrschenden Verschiedenheiten in den

Geschlechtsvorgängen dieser Klasse, Verschiedenheiten, welche in letzter Zeit durch die Untersuchungen NERESHEIMERS an parasitischen Infusorien (*Opalina*, *Opalinopsis*) sich besonders stark fühlbar machten,



Textfig. *F*.

Entwicklungskreis von *Opalina ranarum* nach E. NERESHEIMER.

einer einheitlichen Auffassung entgegen führen. Ich werde versuchen, alle bis jetzt bekannten Abweichungen zu sichten und gleichzeitig die sich in der Klasse der Infusorien bemerkbar machende fortschreitende

Vereinfachung des ursprünglichen Fortpflanzungscyclus zu verfolgen, indem ich dabei die einzelnen Stufen dieser Entwicklung hervorheben und kritisch besprechen werde.

An erster Stelle möchte ich die Verhältnisse bei *Opalina* besprechen, so wie sie uns neuerdings die eingehenden Untersuchungen NERESHEIMERS darstellen. Diesem Forscher gelang es, den Entwicklungskreis von *Opalina* vollständig aufzuklären (Textfig. *F*). Die geschlechtliche Fortpflanzung wird mit einer großen Anzahl von rasch aufeinander folgenden Teilungen eingeleitet, die zur Bildung von kleinen, ciliénbedeckten Gameten führen (*a*—*m*). Als reine Anpassungserscheinung an die parasitische Lebensweise ist die Unterbrechung des gametenbildenden Prozesses durch die Encystierung aufzufassen (*h*—*k*). In diesem Zustande, welcher für die Übertragung des Parasiten in ein neues Tier von Bedeutung ist, worauf NERESHEIMER ebenfalls hinweist, werden die schon vorher eingeleiteten Reifungsprozesse zu Ende geführt. Die so entstandenen Copulationskerne vereinigen sich direkt (*n*—*q*), ohne die für die meisten Infusorien charakteristische Teilung durchzumachen, zum Befruchtungskern, welcher durch wiederholte Teilungen den mehrkernigen Zustand der Opalinen herbeiführt.

Die Ähnlichkeit dieser Fortpflanzungsweise mit den Geschlechtsprozessen besonders der Rhizopoden ist augenfällig. Sie ist so groß, daß NERESHEIMER die Frage aufwirft, ob wir es nicht bei *Opalina* mit einem Organismus zu tun haben, welcher auf Grund seines Aussehens irrtümlich zur Klasse der Infusorien gezählt worden ist. Er glaubt daher, daß »wir sie (die Opalinen) von den Ciliophoren entfernen und den Plasmodromen näher rücken müssen, ohne ihnen unter den letzteren eine weniger isolierte Stelle anweisen zu können, als die, die sie bisher unter den Ciliophoren eingenommen haben«. Diese Auffassung ist, wenn wir uns allein die Vorgänge, welche sich bei der geschlechtlichen Fortpflanzung der Opalinen abspielen, vor Augen halten, in der Tat durchaus berechtigt und die einzig annehmbare. Mir scheint aber, daß es bei *Opalina* auch andre, nicht weniger wichtige Momente gibt, welche bei der Entscheidung dieser Frage in Betracht gezogen werden müssen. Wie bekannt, ist die Klasse der Infusorien eine äußerst scharf umschriebene. Das Hauptmerkmal derselben ist das Cilienkleid und die Art und Weise wie diese Cilien an dem Körper angebracht sind. Dieses Merkmal geht sämtlichen übrigen Protozoen ab. Freilich könnte man hier die Ansicht vertreten, daß die Bewimperung von *Opalina* nur eine Convergenzerscheinung ist, bedingt durch die jeweiligen Lebensbedingungen. Man kann sich in diesem Fall nur sehr schwer

vorstellen, wie die parasitische Lebensweise, zwischen den so vielen andern die gleiche Lebensweise führenden Rhizopoden, nur in einer so kleinen Familie wie die Opalinen die Entstehung des Cilienkleides hervorrufen könnte. Wäre sogar dies möglich gewesen, so müßten wenigstens in dem Entwicklungskreis von *Opalina* die für die Rhizopoden so charakteristischen Flagellatenstadien auftreten. Dies ist aber niemals der Fall. Die Gameten dieses Protozoen unterscheiden sich durch ihre vollständige Bewimperung (dieses Merkmal haben die Opalinen mit den sehr kleinen Gameten von *Ichthyophtirius*, *Leucophrys* usw. gemeinsam) ganz von denjenigen aller andern Rhizopoden. Ich glaube daher, *Opalina* als ein Infusor ansprechen zu dürfen, dessen Zeugungskreis noch die ursprünglichsten Verhältnisse, wie sie in der Klasse der Infusorien vorhanden waren, aufweist. Und in der Tat sind die Fortpflanzungserscheinungen bei *Opalina* durch eine ununterbrochene Kette von Zwischenstadien mit denjenigen andrer Infusorien, bei welchen der Conjugationsprozeß in seiner typischen Ausbildung vorkommt, verbunden.

Sehr nahe den Verhältnissen bei den Opalinen, wenigstens in bezug auf die deutliche Ausbildung von Gameten, steht das Infusor *Holophrya* (*Ichthyophtirius*) *multifiliis*, bei welchem das Vorhandensein eines wohl ausgebildeten Schlundes gar keinen Zweifel über seine systematische Stellung in der Klasse der Infusorien zuläßt. Die geschlechtliche Fortpflanzung wird hier durch die Ausbildung einer großen Zahl von bewimperten Gameten eingeleitet. Es liegen leider keine Untersuchungen über das weitere Schicksal derselben vor. Mit ziemlicher Sicherheit kann man aber erwarten, daß dieselben ein wichtiges Vermittlungsglied zwischen den Verhältnissen bei *Opalina* und den andern Infusorien bilden werden.

Ein andres Infusor, welches vor der Conjugation eine ziemlich große Zahl von Gameten bildet, ist *Leucophrys patula*. So berichtet Maupas, daß »chaque Leucophre suivant sa taille se fissipare transversalement en quelques heures, trois, quatre ou cinq fois, et donne naissance à huit, seize ou trente-deux petits rejetons. Ceux-ci, dépourvus de bouche, ne mangent pas, circulent avec une grande agilité, et ce sont eux qui s'accouplent. Jamais je n'ai vu une grande Leucophre de grande taille et de forme normale, pourvue de bouche former une syzigie«. Die Umwandlungen der Micronuclei bei der Conjugation dieser kleinen Gameten spielen sich in der für die Infusorien typischen Weise ab.

Bei den bis jetzt besprochenen Fällen haben wir viele gameten-

bildende Teilungen gehabt, die einer großen Zahl von Gameten den Ursprung gaben. Diese so stark ausgeprägten gametenbildenden Prozesse, die noch auf einen primitiven Zustand hindeuten, sind bei den Infusorien nicht häufig. Ich wüßte kaum außer den erwähnten Beispielen andre anzuführen, die diesen Vorgang so deutlich zeigen. Dagegen sind viele Fälle vorhanden, die darauf hindeuten, wie dieser Zustand von massenhafter Gametenbildung, wie er auch für die Rhizopoden und besonders die Sporozoen bekannt ist, allmählich unterdrückt wird, bis schließlich nur noch einzelne gametenbildende Teilungen erhalten bleiben und wie endlich auch diese wenigen Teilungen vollkommen schwinden.

Den Anfang dieses Prozesses stellen wohl die Infusorien *Prorodon* und *Enchelys* dar. MAUPAS hat beobachten können, daß unmittelbar vor der Conjugation diese Tiere sich wiederholt teilen und auf diese Weise ganz kleine Tiere (Gameten) ergeben, die erst die typischen Conjugationsvorgänge durchmachen. Die Verminderung der Zahl dieser gametenbildenden Teilungen geht mit den Infusorien *Loxophyllum*, *Spirostomum teres*, *Climacostomum virens*, *Onychodromus grandis*, *Paramaecium caudatum* und *aurelia* usw. noch eine Stufe weiter. Bei diesen Infusorien kommen nur noch zwei bis drei solche Teilungen vor.

Ein Schritt weiter führt uns zu den Verhältnissen, wie sie in der Ordnung der peritrichen Infusorien verwirklicht sind. Festsitzende Lebensweise der Repräsentanten dieser Ordnung hat es mit sich gebracht, daß, während bei einem Teil der Tiere die gametenbildenden Teilungen vollkommen verschwunden waren, sie bei einem andern Teil noch in weitgehendem Maße erhalten blieben: hier die Microgameten bildend[1]. Es kommt nun allgemein bei den Microgameten der Peritrichen zu einer der Reifeteilungen des Micronucleus vorangehenden, überzähligen Teilung, die außerdem nur noch bei dem hypotrichen

[1] Daß die totale Copulation bei den peritrichen Infusorien nicht ein primärer Vorgang ist, sondern eine sekundäre Erwerbung dieser Ordnung darstellt, geht aus folgenden Erwägungen hervor: Die für die Infusorien charakteristische Teilung des Geschlechtskernes (für die Entstehung derselben im Zusammenhang mit der Komplizierung des Gametenbaues scheint mir vorderhand die Erklärung BOVERI und VERSLUYS annehmbar zu sein), durch welche die Wanderkerne entstehen, kommt auch allen Peritrichen zu. Da aber nach Abschluß des Conjugationsaktes bei dieser letzten Ordnung nur ein Individuum entsteht, so geht das eine Paar der Geschlechtskerne zugrunde. Das Erhaltenbleiben dieser unnütz gewordenen Teilung der Geschlechtskerne spricht, wie schon MAUPAS richtig hervorgehoben hat, für die Auffassung, daß die totale Conjugation dieser Ordnung sich aus typischen Conjugationszuständen andrer Infusorienordnungen entwickelt hat.

Infusor *Euplotes patella* vorkommt. Die Sonderstellung dieser Teilung in morphologischer Hinsicht habe ich bei der Beschreibung der Conjugationsvorgänge bei *Carchesium polypinum* hervorgehoben. Dort habe ich auch gezeigt, daß der erste Anlauf zu derselben vielfach noch vor der Verschmelzung des Micro- und Macrogameten zu beobachten ist. Was für eine Bedeutung hat nun diese Teilung, welche dem Conjugationsprozeß der oben erwähnten Tiere eine abweichende Stellung gibt? – Ich glaube, daß es sich hier um eine im Verschwinden begriffene gametenbildende Teilung handelt: Der Kernteilung folgt keine Zellteilung mehr. Noch auffälliger ist diese überzählige Teilung bei *Euplotes*. Bei diesem Tier ist keine gametenbildende Plasmateilung mehr zu beobachten. Die Micronuclei der zwei Conjuganten teilen sich aber einmal bevor sie die Reifeteilungen antreten. Hier sehen wir noch die letzten Spuren einer zwar eingeleiteten, aber nicht mehr zu Ende geführten Gametenteilung. Schließlich führt dieser eingeleitete Unterdrückungsprozeß zu solchen Fällen, wie z. B. bei der Conjugation von *Paramaecium bursaria*, *Colpidium colpoda*, *Glaucoma scintillans*, *Chilodon uncinatus*, *Cryptochilum nigricans*, *Stylonychia pustulata* usw., bei welchen auch die letzten Spuren von gametenbildenden Teilungen vollkommen verschwunden sind. Der Conjugationsvorgang dieser zuletzt erwähnten Infusorien für sich allein betrachtet, läßt jede Beziehung zu den Fortpflanzungsvorgängen bei den andern Protozoen vermissen. Wir finden aber, wie ich es durch die vorhergehenden vergleichenden Betrachtungen zu zeigen versucht habe, in der Klasse der Infusorien noch deutlich die Spuren jener Entwicklung, die von den Verhältnissen bei *Opalina*, *Ichthyophtirius* und *Leucophrys* ausgehend, allmählich bis zu den für die Infusorien als typisch zu betrachtenden Fällen von Conjugation mit noch eben nachweisbaren, oder schon ganz verschwundenen Spuren einer früher vorhandenen gametenbildenden Teilung führen.

Die hier geschilderten Zustände sind imstande, auch einiges Licht auf die generativen Vorgänge bei den Metazoen zu werfen. Denn bei allen Repräsentanten dieses Stammes haben wir dasselbe vollständige Schwinden der gametenbildenden Teilungen[1]. Freilich sind hier keine

[1] Die Gründe, warum ich es vorziehe die Reifeteilungen, ihrem ganz besonderen morphologischen Charakter gemäß, nicht ohne weiteres in den Cyclus der gewöhnlichen gametenbildenden Teilungen hineinzuziehen, habe ich auf S. 512 angegeben. Diese Einteilung hat auch einen didaktischen Vorzug, denn sie läßt bei vergleichenden Betrachtungen der Geschlechtsvorgänge leicht mögliche Verwechslungen vermeiden.

Übergangsfälle dieser Entwicklung mehr zu finden. Alles läuft streng innerhalb eines ganz bestimmten Rahmens ab. Zwar könnte die Vermutung ausgesprochen werden, ob nicht die Vermehrungsperiode der Geschlechtszellen den gametenbildenden Teilungen der Protozoen gleichzusetzen ist? — Eine genaue Analyse dieser Zustände (siehe meine Arbeit »Depression der Protozoenzelle und der Geschlechtszellen der Metazoen«) führt aber zu dem Schluß, daß diese Teilungen vollkommen den vegetativen Teilungen der Protozoen mit allen ihren Folgen (Depression usw.) entsprechen. Am Schluß ihres Lebenslaufes angelangt, geht die Geschlechtszelle direkt, wie wir dies auch bei den extrem ausgebildeten Fällen von Conjugation gesehen haben, in die Reifeteilungen über. Damit soll natürlich nicht gesagt werden, daß die generativen Vorgänge der Metazoen von denjenigen der Infusorien ableitbar sind. Alles deutet vielmehr darauf hin, daß die Geschlechtsvorgänge der Infusorien und der Metazoen zwei, zwar von ein und demselben Punkte — Fortpflanzung mit vielen vorhergehenden gametenbildenden Teilungen — ausgehende, aber ganz unabhängig sich entwickelnde und zu demselben Endergebnis gelangende Entwicklungszweige darstellen. Die Zustände bei den Infusorien sind nur insofern als Erklärungsprinzip in Betracht zu ziehen, als sie uns noch ein deutliches Bild geben, welchen Verlauf die Entwicklung möglicherweise genommen hat.

München, den 2. Oktober 1907.

Zitierte Literatur.

G. Balbiani (1861), Recherches sur les phénomènes sexuels des Infusoires. Journ. de la physiol. Bd. IV.

Th. Boveri (1892), Befruchtung. Merkel und Bonnet, Ergebnisse. Bd. I.

O. Bütschli (1876), Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zellteilung und die Conjugation der Infusorien. Abh. d. Senckenb. naturf. Ges. Bd. X.

— (1887—89), Protozoa. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Leipzig.

F. Doflein (1900), Zur Morphologie der Kern- und Zellteilung. Nach Untersuchungen an Noctiluca und andern Organismen. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. und Ontog. Bd. XIV.

P. Enriques (1907), La conjugazione e il differenziamento sessuale negli Infusori. Arch. f. Protistenk. Bd. IX, III. Heft.

R. Goldschmidt (1904), Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd. XXI.

— (1907), Lebensgeschichte der Mastigamöben Mastigella vitrea n. sp. und Mastigina setosa n. sp. Arch. f. Prostistenk, Festschrift für Hertwig.

— und M. Popoff (1907), Die Caryokinese der Protozoen und der Chromidialapparat der Protozoen- und Metazoenzelle. Arch. f. Protistenkunde. Bd. VIII.

K. Hamburger (1904), Die Conjugation von Paramaecium bursaria (Focke). Arch. f. Protistenk. Bd. IV.

M. Hartmann (1902), Studien am tierischen Ei. I. Ovarialei und Eireifung von Asterias glacialis. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd. XV.

R. Hertwig (1889), Über die Conjugation der Infusorien. München. Kgl. bayer. Akad. d. Wissensch.

— (1898), Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium Eichhorni. München.

— (1902), Über Wesen und Bedeutung der Befruchtung. Sitzungsb d. math.-phys. Klasse der Kgl. bayer. Akad. d. Wiss. Bd. XXXII.

— (1903a), Über das Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma. München.

— (1903b), Über Korrelation von Zell- und Kerngröße und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle. Biol. Centralbl. Bd. XXIII.

— (1905), Über das Problem der sexuellen Differenzierung. Verh. d. Zool. Gesellsch., 15 Vers.

H. Hoyer (1899), Über das Verhalten der Kerne bei der Conjugation des Infusors Colpidium colpoda St. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. LIV.

A. Issakowitsch (1906), Geschlechtsbestimmende Ursachen bei den Daphnoiden. Arch f. mikrosk. Anat. Bd. LXIX.

W. Kasantzeff (1901), Experimentelle Untersuchungen über Paramaecium caudatum. Inaug.-Diss. Zürich.

de Kerhervé (1892), De l'apparition provoquée des ephippies chez les Daphnies. Mém. Soc. zool. France, Tome V.

S. Kuschakewitsch (1907), Beobachtungen über vegetative, degenerative und germinative Vorgänge bei den Gregarinen des Mehlwurmdarms. Arch. f. Protistenkunde, Festschrift f. Hertwig.

L. Léger (1904), La réproduction sexuée chez les Stylorhynchus. Arch. f. Protistenkunde. Bd. III.

M. Lühe (1902), Über Befruchtungsvorgänge bei Protozoen. Schr. phys.-ök. Ges. Königsberg i. Pr. 43. Jahrg. Zitiert nach Versluys.

Von Malsen (1906), Geschlechtsbestimmende Einflüsse und Eibildung des Dinophilus Apatris. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXIX.

E. Maupas (1888), Sur la multiplication des Infusoires ciliés. Arch. zool. expér. et génér. Sér. II, Bd. VI.

— (1889), La rajeunessement karyogamique chez les ciliés. Arch. zool. expér. et génér. Sér. II, Bd. VII.

E. Neresheimer (1907), Die Fortpflanzung der Opalinen. Arch. f. Protistenk., Festschrift für Hertwig.

M. Nussbaum (1897), Enstehung des Geschlechts bei Hydatina. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLIX.

M. Popoff (1907). Eibildung bei Paludina vivipara. Chromidien bei Paludina und Helix usw. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXX.

— (1907). Depression der Protozoenzelle und der Geschlechtszellen der Metazoen. Arch. f. Protistenk., Festschrift für Hertwig.

— (1908). Experimentelle Zellstudien: 1) Teilung der Zelle, 2) Über die Natur der Geschlechtszellen. Arch. f. Zellforschung. Bd. I, Heft 2.

H. Prandtl (1906). Die Conjugation von Didinium nasutum O. F. M. Arch. f. Protistenk. Bd. VII.

S. Prowazek (1899). Protozoenstudien. I. Arb. a. d. zool. Institut Wien Bd. XI.

F. Schaudinn (1903). Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden. Arb. aus d. Kais. Gesundheitsamt. Bd. XIX.

— (1904). Generations- und Wirtswechsel bei Trypanosoma und Spirochäte. Arb. aus d. Kais. Gesundheitsamt. Bd. XX.

J. Versluys (1906). Über die Conjugation der Infusorien. Biol. Centralbl. Bd. XXVI.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXIX.

Sämtliche Abbildungen sind mit dem Zeissschen Zeichenapparat, Homog. Öl-Immers. 2 mm (Leitz), Komp.-Ocul. 4 (nur Fig. 23—25 mit Komp.-Ocul. 8) bei normaler Tubuslänge auf dem Arbeitstisch gezeichnet. Die Figuren sind bei der Reproduktion auf $^1/_3$ verkleinert worden.

Fig. 1—8. Ausbildung der Geschlechtskerne und Zerfall der alten Macronuclei.

Fig. 1. Anfangsstadium der Conjugation. Die Micronuclei noch im Ruhezustand.

Fig. 1*a*. Ruhezustand des Micronucleus des Microgameten nach vollzogener erster Teilung.

Fig. 2. Zweispindelstadium des Microgameten. Der Micronucleus des Macrogameten im Stadium der ersten Spindel. Der Macronucleus zeigt die den Zerfall vorbereitenden Einschnürungen.

Fig. 3. Wie Fig. 2, nur etwas weiter fortgeschritten. Der Macronucleus in einzelne Stücken zerfallen.

Fig. 4. Stadium nach der zweiten Micronucleusteilung im Microgameten, bzw. ersten Teilung des Micronucleus im Macrogameten.

Fig. 5. Stadium nach der dritten Micronucleusteilung im Microgameten, bzw. zweiten Teilung des Micronucleus im Macrogameten.

Fig. 6. Sieben von den Micronuclei im Microgameten und drei von denselben im Macrogameten resorbiert. Die zwei übriggebliebenen Spindeln (je eine im Macro- und Microgameten) zu Geschlechtskernspindeln ausgewachsen.

Fig. 7. Ausbildung der Geschlechtskerne.

Fig. 8. Die proximal zu der Trennungswand zwischen Macro- und Microgameten gelegenen Geschlechtskerne sind im Begriff zu verschmelzen. Die distal von derselben gelegenen Kerne (*gkr*) verfallen der Resorption.

Fig. 9. Befruchtungsspindel. Der größte Teii von Microgameten ist in den Macrogamet einbezogen worden.

Fig. 10. Erste Teilung der Befruchtungsspindel. Die zusammengeschrumpfte Pellicula (*p*) des Microgameten wird mit einem kleinen Teil von Plasma abgeworfen.

Fig. 11. Wie Fig. 10, nur etwas weiter fortgeschrittenes Stadium. Der Microgamet noch nicht ganz resorbiert.

Fig. 12. Zweite Teilung der Befruchtungsspindel.

Fig. 13. Dritte Teilung der Befruchtungsspindel.

Fig. 14. Einer von den acht entstandenen Kernen wandelt sich zum Micronucleus um. Die übrigen sieben stellen die neuen Macronucleusanlagen dar. Beginn der Nahrungsaufnahme.

Fig. 15. Vorbereitung zu der ersten Zellteilung nach der Conjugation. Die Macronucleusanlagen stärker ausgewachsen. Durch die mitotische Teilung des Micronucleus sind zwei neue Micronuclei entstanden. *k* = Nahrungsvacuolen.

Fig. 16. Stadium nach vollzogener erster Teilung.

Fig. 17. Zweite Zellteilung nach der Conjugation.

Fig. 18. Dritte Zellteilung nach der Conjugation. Nach Schluß dieser drei nacheinander folgenden Teilungen sind von dem Copulanten sieben (2 + 2 + 2 + 1) *Carchesium*-Individuen mit je einem Micro- und Macronucleus entstanden.

Fig. 19. Starkes, selten vorkommendes Wachstum der zwei Macronucleusanlagen nach der zweiten Zellteilung.

Fig. 20. Wachstum der Macronucleusanlage nach der dritten Zellteilung.

Fig. 21. Ein weiter fortgeschrittenes Stadium wie Fig. 20.

Fig. 22. Einleitung zur parthenogenetischen Entwicklung (Näheres siehe im Text).

Fig. 23. Ein Stadium, welches das allmähliche Wachstum der Macronucleusanlage zeigt.

Fig. 24. Teilungsstadium einer Micronucleusspindel.

Fig. 25. Vorübergehendes Ruhestadium der Micronucleusspindel nach vollzogener Befruchtung.

Beiträge zur Kenntnis des Genus Rhynchodemus.

Von

Dr. phil. **Walther Ernst Bendl.**

(Aus dem zool.-zootomischen Institut der Universität Graz.)

Mit Tafel XXX und XXXI.

Als ich mich der vorliegenden Arbeit widmete, beabsichtigte ich vor allem, die von GRAFF in seiner Monographie (vgl. Literaturverzeichnis, 3) anatomisch nicht näher untersuchten Arten des Genus *Rhynchodemus* zu bearbeiten. Indes wurden mir von Herrn Prof. Dr. L. BÖHMIG im April 1906 zwei neue *Rhynchodemus*-Species übergeben, die beide leider nur in je einem Exemplar vorhanden waren. Beide wurden von Prof. SIMROTH gesammelt. Das eine kam nur in Bruchstücken in meine Hände, so daß ich seine Bearbeitung als ganz aussichtslos unterließ. Das andre, das ich im folgenden unter dem Namen *Rhynchodemus henrici* nov. spec. beschrieben habe, war gut erhalten. Unter dem Institutsmateriale fand sich ferner eine abessynische Form, die ich als *Rhynchodemus purpureus* nov. spec. beschreiben werde. Ferner habe ich noch eine Schilderung des Copulationsapparates von *Rhynchodemus ochroleucus* Graff und Untersuchungen über *Rhynchodemus schmardai* Graff und *Rhynchodemus terrestris* (Müll.) beigefügt. Die Habitusbilder Taf. XXX, Fig. 1—6, sind nach konserviertem Material angefertigt. *Rhynchodemus henrici* nov. spec. ist sicher, *Rhynchodemus purpureus* nov. spec. wahrscheinlich in Alkohol konserviert. Bei der Darstellung der Schemata des Pharynx und des Copulationsapparates befolgte ich die Regel, daß links vom Beschauer das Vorderende, rechts das Hinterende des Tieres gelegen ist, so daß man also den Blick auf die linke Seite des Tieres dargestellt findet. Die Projektion der einzelnen Organe in die Ebene der Zeichnung erfolgte derart, daß immer die größte Weite der Hohlräume dargestellt erscheint.

Zum Zweck der anatomischen Untersuchung wurden die Objekte in Schnitte von 5 μ Dicke zerlegt, welche mit EHRLICHS Hämatoxylin

und 1%igem Eosin gefärbt wurden. Nur in zwei Fällen (bei der Untersuchung der Muskulatur des Copulationsapparates von *Rh. henrici* und *Rh. terrestris*) sah ich mich genötigt, die VAN GIESONsche Färbung anzuwenden.

In der Terminologie hielt ich mich möglichst genau an GRAFFS Monographie.

Meinen hochverehrten Lehrern, den Herren Hofrat Dr. L. v. GRAFF und Prof. Dr. L. BÖHMIG, spreche ich an dieser Stelle für die Überlassung des Materials und die vielseitige Unterstützung meiner Arbeit den aufrichtigsten Dank aus.

Rhynchodemus henrici nov. spec.

(Taf. XXX, Fig. 1 und 2, Taf. XXXI, Fig. 4 und 7.)

Das einzige Exemplar dieser neuen Species wurde von H. SIMROTH im Frühjahr 1906 am Santuario in Savoyen gesammelt und ist in Alkohol konserviert.

Das Tier ist gegen die Ventralseite eingerollt und mißt in der Länge 18,5 mm, in der Breite ungefähr 1,8 mm. Die Dorsalseite ist in der Grundfarbe rostfarbig (ferrugineus). In der dorsalen Mittellinie verläuft ein schmaler, schwärzlicher Medianstreif, an den Seitenflächen des Rückens bemerkt man je einen breiteren, weniger scharf begrenzten dunkelgrauen Marginalstreifen. Die beiden Marginalstreifen entsenden gegen die Ventralseite und gegen den Medianstreifen zu schmale, undeutliche Bänder (Taf. XXX, Fig. 1 u. 2). Die gelbweißliche (ochroleucus) Bauchseite ist von zwei schmalen schwärzlichen Streifen eingesäumt, von denen ebenfalls Bänder gegen die Dorsalseite ziehen. In der Kopfregion bemerkt man auf der Bauchseite links und rechts im hellen Mittelfeld eine sehr feine, scharf konturierte Linie, die vermutlich die Begrenzung der Kriechleiste darstellt. Die vordere Körperhälfte ist etwas breiter und dicker als die hintere. Die beiden schwarzen Augenflecke liegen sehr nahe am Vorderende, das wie das hintere kurz abgestumpft erscheint. Etwas vor der Körpermitte ist auf der Dorsalseite eine ein wenig heller gefärbte Hervorwölbung, offenbar durch den Pharynx hervorgerufen, zu bemerken.

Da das Tier von einer dicken, in Alkohol grau erscheinenden Schleimschicht bedeckt war, wurde es zum Zwecke der Herstellung der Habitusbilder (Taf. XXX, Fig. 1 und 2) in Xylol aufgehellt. In Fig. 1 erscheint die Rückenwölbung des Tieres durch den Glanz des Körpers heller: der richtige Farbton dieser Partie ist aus der Abbildung der Dorsalseite (Fig. 2) ersichtlich.

Die Lage von Mund- und Genitalöffnung war wegen der starken Einrollung des Tieres zunächst nicht festzustellen, zumal an diesen Stellen auch keine Farbendifferenzen gegenüber der Umgebung zu bemerken waren. Ich will daher die Distanzen von Mund- und Geschlechtsöffnung erst bei der Besprechung der betreffenden Organe anführen.

Ich habe mir erlaubt, die neue Species zu Ehren des Sammlers, Herrn Prof. Dr. Heinrich Simroths, *Rhynchodemus henrici* zu nennen, da der Name *»simrothi«* schon für ein *Bipalium* (s. Graff, 3, S. 456) in Verwendung steht.

Integument.

Das Rückenepithel hat ohne Cilien eine Höhe von 10 μ. Es ist höher als das Kriechsohlenepithel. Wir finden in das erstere Rhabditen eingelagert, die zwar in ganzer Länge 44 μ messen, aber infolge einer leichten **S**-förmigen oder sichelartigen Krümmung gerade noch im Epithel Platz finden. Die größte Dicke der Rhabditen beträgt 3 μ. Außer ihnen finden sich noch ovoide Einlagerungen von derselben Tinktionsfähigkeit. Wenn man auf den ersten Blick der Ansicht sein könnte, es handle sich um Chondrocysten, so ergibt doch die genauere Untersuchung, daß nur Bündel von Rhabditen vorliegen, die eben stellenweise (durch die Einwirkung der Reagenzien) so verquollen sind, daß ihre Konturen unsichtbar werden. Diese Annahme wird gestützt durch die Beobachtung einer leichten Längsstreifung, die noch zum Teil die Grenzen der Rhabditen andeutet.

Gegen die Seiten des Körpers zu nimmt das Epithel an Höhe ab. Die Kriechsohle zeigt nur mehr ein 22 μ hohes Epithel, die schön erhaltenen Cilien sind 7 μ lang. Das Epithel dieser Partie ist im allgemeinen ein eingesenktes, doch finden sich auch häufig nicht eingesenkte Zellen, besonders in den Partien vor dem Pharynx. Stäbchen fehlen in der Kriechsohle.

Die Kriechsohle beginnt in einer Entfernung von 330 μ vom Vorderende (150 μ hinter den Augen) und ist anfänglich sehr schmal. Ihre vordere Spitze scheint von der Sinneskante umrandet zu sein. Ein Stück weiter caudad erscheint die Kriechsohle in einen medialen Wulst und zwei laterale Bänder differenziert, doch springt der Wulst nicht stark vor und ist histologisch, soweit dies festgestellt werden konnte, den Bändern gleich. Das Profil der Kriechsohle würde also ungefähr der entsprechenden Figur gleichen, welche v. Graff gegeben hat (s. Graff 3, S. 15, Textfig. 1 *D*).

In die Kriechsohle münden nur wenige erythrophile Drüsen.

Die Sinneskante ist frei von Grübchen, wie dies auch für *Rhynchodemus bilineatus, scharffi, nematoides* und *ochroleucus* festgestellt wurde (Graff, 3, S. 42), und auch eine besondere Drüsenkante ist nicht ausgebildet. Die Basalmembran ist ungefähr $^3/_4$ μ dick, stellenweise noch zarter, und zeigt die normale Beschaffenheit.

Drüsen der Haut. In die Kriechleiste, vor allem in die mittlere wulstartige Partie, münden sowohl cyanophile als auch erythrophile Drüsen ein. Von diesen sind die ersteren in stärkerer Ausbildung vorhanden als die letzteren, während diese hier etwas zurücktreten, dafür aber sonst auf der ganzen Körperoberfläche in ungemein reicher Menge sich nach außen öffnen. Kantendrüsen fehlen, wie schon gesagt wurde.

Die Sinneskante wird von innen und außen von wenigen Ausführungsgängen erythrophiler Drüsen begrenzt, wie dies v. Graff (3, S. 70) für *Rhynchodemus terrestris* angibt.

Hautmuskelschlauch.

Dieser ist sehr zart und aus einfachen Lagen von Ring-, Diagonal- und Längsfasern aufgebaut. Die Fasern selbst sind sehr fein. Es liegen also dieselben Verhältnisse vor wie bei *Rhynchodemus terrestris* (v. Graff, 3, S. 73 und 76).

Parenchymmuskulatur.

Während in den vorderen Partien die longitudinalen Fasern noch nicht scharf in Regionen geschieden sind, kann man weiter rückwärts dorsale, mittlere, laterale und ventrale Züge sehr gut voneinander abgrenzen, und es sind von ihnen die mittleren und ventralen am stärksten ausgebildet. Das Bild ist ein ähnliches, wie es v. Graff für *Rhynchodemus scharffi* (3, Taf. XLVI, Fig. 7) gibt. Dorsale, mittlere und untere Transversalmuskeln sind ebenfalls, wenn auch nicht sehr reichlich, zu beobachten.

Ein Unterschied gegenüber *Rhynchodemus scharffi* besteht hingegen darin, daß nicht nur die mittleren, sondern auch die ventralen Längsbündel über der Kriechleistenmitte bedeutend verstärkt sind.

Demnach wäre die vorliegende neue Species zur *Rhynchodemus*-Gruppe *a* (v. Graff, 3, S. 84) mit schwachem Hautmuskelschlauch und starker Parenchymmuskulatur zu rechnen und zu *Rhynchodemus terrestris, pyrenaicus, bilineatus* und *scharffi* zu stellen.

Verdauungsapparat.

Darm. Das Darmepithel zeigt die bekannte Beschaffenheit. Stäbchenförmige Körper, wie sie v. GRAFF bei *Geoplana munda*, *Dolichoplana feildeni* und *Artioposthia fletcheri* (3, S. 115) festgestellt hat, fanden sich hier nicht vor.

Auf einer Strecke von 2 mm zählte ich am vorderen Hauptdarm 16 Divertikelwurzeln jederseits; die Zahl der Endästchen war, da bloß Querschnitte vorlagen, nicht mit Sicherheit festzustellen. Dabei ist noch hervorzuheben, daß die Divertikel infolge der starken Kontraktion des Vorderendes sicher näher aneinander gerückt erscheinen, als dies normalerweise der Fall ist.

Pharynx (Taf. XXXI, Fig. 7). Die Mundöffnung (*m*), deren genaue Lage erst an den Schnitten festgestellt werden konnte, befindet sich 9,5 mm hinter dem Vorderende. Sie mißt 185 μ in der Breite und 75 μ in der Längsrichtung des Tieres und verengt sich trichterartig zum Mundrohr (*m* bis m_1), das bei einer Länge von 275 μ eine Weite von 37 μ besitzt. Die Mundöffnung liegt etwas vor der Mitte der Pharyngealtasche (*pht*), mißt in der Längsrichtung des Tieres 1063 μ, dorsoventral 1550 μ und besitzt keinen Blindsack.

Der Pharynx ist typisch cylindrisch und in der Ruhe schief gestellt (vgl. v. GRAFF, 3, S. 101, Anm. 4 b). Zum Teil aber dürfte die bei dieser Form auffallend starke Steilstellung des Pharynx auf Kontraktionen zurückzuführen sein.

Histologische Beschaffenheit. Das Epithel der Kriechleiste behält seine Beschaffenheit bis zur halben Höhe des Mundrohres bei. Dann wird es frei von Einlagerungen und Cilien, ist etwas höher und zeigt ein helles, homogenes Plasma. Auch der Hautmuskelschlauch geht nur bis zu dieser Stelle, wie dies bei den Landplanarien allgemein der Fall ist (GRAFF 3, S. 103 f.). Die Pharyngealtasche ist durchweg von einem typischen Plattenepithel ausgekleidet, das fast unvermittelt in das hohe Cylinderepithel des Mundrohres übergeht. Das Epithel der Pharyngealtasche scheint größtenteils cilienfrei zu sein, nur in den dorsalen Partien, vor allem am Übergang in den Pharynx, sind kurze Cilien mit Sicherheit nachzuweisen. Eine eigne Muscularis fehlt der Pharyngealtasche. — Das Epithel des Pharynx zeigt die für den cylindrischen Pharynx typische Beschaffenheit. Das Außenepithel greift etwas auf die Wand der Pharyngealtasche über, ist eingesenkt und setzt sich bis etwa zur halben Länge des Pharynxlumens in dieses fort. In letzterem konnte ich jedoch keine Cilien

konstatieren. Im proximalen Teile des Pharynxlumens findet sich ein »normales« Epithel, das mit der von v. GRAFF (3, S. 104/5) gegebenen Schilderung übereinstimmt. Der Darmmund (*dam*) erscheint in meinen Präparaten durch eine ventrale Falte eingeengt, die wohl nur auf eine zufällige Kontraktion zurückzuführen sein dürfte.

Muskulatur. Nach v. GRAFF (3, S. 104) unterscheidet man am Pharynx drei Schichten: »Die das Lumen des Pharynx bildende und seiner Hauptachse zugekehrte Innenschichte, die dem Peripharyngealraume zugewendete Außenschichte und die die beiden genannten verbindende Mittelschichte. Letztere enthält die Hauptmasse des Bindegewebes, Drüsenausführungsgänge und Nerven, sowie die zwischen Innen- und Außenschichte ausgespannten radialen Muskeln und entspricht dem Parenchym des Körperquerschnittes. Innen- und Außenschichte bestehen je aus dem Epithel und einer diesem anliegenden Muscularis, welche dem Hautmuskelschlauche zu vergleichen wäre.«

Bei der vorliegenden neuen Form finden wir in der Außenschicht Längsfasern in vierfacher Lage unter dem Außenepithel. Darauf folgen Ringmuskeln in Bündel bis zu zwölf Fasern angeordnet, die im Querschnitt als radiär gestellte Lamellen erscheinen. Die Muscularis der Innenschicht besteht aus einem ungefähr 20 Fasern hohen Geflecht, welches von zahlreichen, aber zarteren Ring- und weniger zahlreichen, dafür aber um so kräftigeren Längsfasern gebildet wird. In der Mittelschicht finden wir außer den wohl entwickelten radiären Fasern auch Längsfasern in geringer Anzahl, und zwar reichlicher gegen die Außen- als gegen die Innenschicht zu.

Drüsen. Die Schleimdrüsen des Pharynx biegen zum Teil schon früher von der Mittelschicht des Pharynx nach außen ab und münden dann auf der ganzen ventralen und den distalen Partien der dorsalen Außenfläche des Pharynx aus. Die Schleimsecretpfropfen stehen hier regelmäßig in Reihen angeordnet, und an tangentialen Schnitten zeigt sich ein Bild, das dem von v. GRAFF (3, Taf. XLVI, Fig. 11 und S. 106) für *Rhynchodemus scharffi* gegebenen gleicht. Die Hauptmasse der Schleimdrüsen verläuft mehr der Außenschicht zugewandt, während die eosinophilen Speicheldrüsen der Innenschicht genähert sind. Dennoch finden sich beide Drüsenarten in der ganzen Mittelschicht, wenn auch in geringerer Zahl. Dieser Lagerung der Drüsenausführungsgänge entspricht auch die Verteilung ihrer Mündungen am freien Rande des Pharynx.

Innervation. Die Mittelschicht wird beiderseits von einem

Nervenplexus eingefaßt; der äußere ist kräftiger als der innere. Ein centraler Nervenplexus, wie ihn v. GRAFF (3, S. 107 und Taf. XXIV, Fig. 7) für *Geoplana munda* angibt, ist bei der vorliegenden Form nicht vorhanden.

Excretionsapparat.

Die Beschaffenheit des Materiales gestattete keine nähere Untersuchung des Excretionssystems. Ich konnte wohl zahlreiche Durchschnitte aufgeknäuelter Kanälchen, aber weder Hauptkanäle noch Endorgane feststellen.

Nervensystem.

Die Untersuchung war dadurch wesentlich erschwert, daß mir nur ein Exemplar vorlag, das in seiner vorderen Partie quer, in der übrigen längs geschnitten wurde. Die beiden Längsnervenstämme boten keine bemerkenswerten Verhältnisse.

Am Gehirn war folgendes festzustellen. In der Abgrenzung dieser Partie hielt ich mich an die Untersuchungen L. BÖHMIGS (1, S. 410 ff.), der das Gehirn von den Marksträngen dort abgrenzt, wo die beiden »vorderen Längsnerven«, die BÖHMIG mit α bezeichnet, entspringen. Diese vorderen Längsnerven waren von ihrer Ursprungsstelle an durch eine Strecke von ungefähr 180 μ, also bis gegen die vordere Grenze des Gehirns, dessen vordersten Partien sie dicht anliegen, zu verfolgen. Über das Gehirn hinaus waren sie dagegen nicht mehr mit Sicherheit von den andern dort gelegenen Nerven zu unterscheiden. Die Dimensionen des Gehirns sind: in der Längsrichtung 185, quer 750, dorsoventral 450 μ. Die beiden Gehirnhälften sind durch eine große Zahl von teilweise anastomosierenden Faserzügen miteinander verbunden, und zwar sowohl dorsal als ventral und in der Mitte, ohne daß eine Abgrenzung bestimmter Commissuren möglich oder eine geregelte Stellung derselben zu beobachten war. Auch eine Scheidung eines sensoriellen und motorischen Gehirnabschnittes war nicht durchführbar, da sensible Nerven sowohl in den vorderen wie auch in den hinteren Partien des Gehirns festzustellen waren.

Von Sinnesnerven habe ich nur die beiden N. optici verfolgt. Sie entspringen in den vordersten seitlichen Abschnitten des Gehirns und verlaufen nahezu in einer Horizontalebene nach auswärts durch eine Strecke von 75 μ; erst unmittelbar vor ihrem Eintritt in den Pigmentbecher biegen sie etwas ventralwärts. Über den Bau der Augen orientierte ich mich an den Studien HESSES (4), dessen Befunde ich in

den wichtigsten Punkten bestätigt fand. Die Pigmentbecher haben ungefähr 100 μ Durchmesser. An einer Stelle konnte ich auch einen Kern an der konvexen Seite des Pigmentbechers nachweisen. Die Sehkolben waren an einzelnen Stellen wohl zu sehen, eine nähere Untersuchung war aber zufolge der ungünstigen Erhaltung der Augen nicht durchführbar.

In den hintersten Gehirnpartien fand sich zwischen den vorderen Längsnerven noch ein medianer Strang, der sich aber bald in einen queren Faserzug verliert.

Genitalapparat.

(Hierzu Taf. XXXI, Fig. 4.)

Der Genitalporus (*pg*) liegt 4,5 mm hinter der Mundöffnung und 14,0 mm hinter dem Vorderende, ist also dem Hinterende genähert und befindet sich im dritten Viertel der Körperlänge. Die Geschlechtsöffnung stellt einen queren Spalt dar, der in der Längsrichtung des Tieres 44, quer 120 μ mißt. Durch ein enges Rohr gelangen wir in das Atrium commune (*ac*), das hier recht ansehnlich ist, aber von dem vorgestülpten Penis zum Teil ausgefüllt wird. Die Epithelzellen des Genitalkanals und des Atrium commune sind schmal cylindrisch und 20—25 μ hoch; sie tragen kurze Cilien. Vom Atrium commune gelangen wir in das Atrium masculinum (*am*), das hier eine ziemlich enge und kurze Penistasche bildet, deren freier Rand annähernd einen Kreis von 370 μ Durchmesser darstellt. In der Figur ist dieser freie Rand perspektivisch durch eine elliptische Linie angedeutet. Aus der so gebildeten Öffnung ragt der kegelförmige Penis (*p*), der an der Basis 400 μ Durchmesser hat und von hier bis zur Spitze eine Länge von 550 μ aufweist. Seine Mündung ist nach hinten und abwärts gerichtet. Außen wird er von einem cilienlosen Epithel bekleidet, das an der Basis des Penis kubisch ist und 4 μ Höhe besitzt, während es gegen die Penisspitze zu immer platter wird, so daß seine Höhe auf 2 μ sinkt. Die Mündung des Ductus ejaculatorius hat 6 μ Durchmesser, sein Epithel an dieser Stelle 4 μ Höhe. Verfolgen wir ihn rostrad, so sehen wir, daß er dieselbe Beschaffenheit beibehält bis zur Basis des Penis. Dort erweitert er sich etwas, ohne daß man aber von einer Samenblase sprechen könnte. Von hier an hat der Ductus ejaculatorius einen lichten Durchmesser von 20—40 μ und sein Epithel eine durchschnittliche Höhe von 7 μ. An seiner dorsalen Wand erscheint er stark gefaltet, ventral sind die Falten unansehnlicher und in der Figur weggelassen. Schließlich folgt eine faltenlose Strecke, in deren Ende seitlich bei *vd'*

die beiden Vasa deferentia einmünden. Die Gesamtlänge des Ductus ejaculatorius von hier bis zur Penisbasis beträgt 1250 μ.

Die Vasa deferentia (*vd*) biegen von ihrer Mündung bei *vd'* etwas nach abwärts, laufen dann ungefähr 700 μ nach rückwärts, krümmen sich abermals nach unten und ziehen dann nach vorn zu den Hoden.

Am hinteren Rande der Penistasche findet sich im Atrium commune eine Öffnung, die zum weiblichen Teil des Copulationsapparates führt. Den hier beginnenden Gang wollen wir in üblicher Weise als Vagina (*va*) bezeichnen. Die Vagina mißt durchschnittlich 15 μ im Durchmesser, verläuft in horizontaler Richtung 370 μ nach hinten und geht hier in den Drüsengang (*drg*) über, der sich 200 μ nach abwärts erstreckt. Sein Epithel hat 7—10 μ Höhe. In die unterste Partie des Drüsenganges münden seitlich bei *od'* die beiden Oviducte (*od*), welche von hier ungefähr 250 μ nach abwärts und dann nach vorn zu den Keimstöcken ziehen. Mit dem Drüsengang steht ein 340 μ langer, caudad und dorsad gerichteter Blindsack (*rec*) in Verbindung. Er zeigt dieselbe Weite und Epithelbeschaffenheit wie der Drüsengang. Diesen Blindsack könnten wir als Uterus bezeichnen, aber auch als Receptaculum seminis in Anspruch nehmen. Ich vermag nicht zu entscheiden, welcher Anschauung mehr Berechtigung zukommt.

Muskulatur. Das von der äußeren Geschlechtsöffnung in das Atrium commune führende Rohr ist von einer zarten Ring- und einer Längsfaserschicht umgeben. Während letztere nur noch auf den distalsten Teil des Atrium commune sich fortsetzt, finden wir die Ringfasern, allerdings stellenweise sehr spärlich, am ganzen Atrium commune, an der Penistasche, sowie an der Vagina. Hier ist die Ringmuskulatur mehrschichtig; am Drüsengang und am Blindsack (*rec*) wird sie wieder schwächer. — Die Außenwand des Penis zeigt eine Ringmuskelschicht, aus schmalen, lamellenartigen, radiär gestellten Fasern bestehend; an der Innenwand des Penis, d. h. in der Umgebung des Ductus ejaculatorius, finden wir ebenfalls Ringmuskeln, die aber einen fast kreisförmigen Querschnitt und röhrigen Bau zeigen. Derartige Ringmuskeln finden sich übrigens im ganzen Penis zahlreich vor. In ihm verlaufen ferner Längs- und Radiärfasern; letztere sind besonders stark entwickelt. Eine ganz eigenartige Muskulatur zeigt der Bulbus penis. Er ist ganz erfüllt von Ringmuskeln (*rmd*, *rmv*), die auf der Dorsalseite auch von Längsmuskeln (*lm*) durchsetzt sind. Die Ringmuskulatur ist nun nicht durchgehends gleich gebaut. Dorsal vom Ductus ejaculatorius stehen die Ringmuskeln (*rmd*) einzeln nebeneinander und sind

verhältnismäßig dick; auf der ventralen Seite dagegen sind die Ringmuskelfasern (*rmv*) dünn und zu Paketen von sehr wechselnder Größe und Gestalt vereinigt. Diese ventralen Fasern färben sich sehr stark mit Eosin, so daß sie den Eindruck von homogenen Drüsensecretmassen hervorrufen können, wofür ich sie auch anfangs hielt, bis mich eine Kontrollfärbung mit VAN GIESON eines besseren belehrte. An tangentialen Schnitten durch den Bulbus sieht man, daß sich die Fasern dieser ventralen Partien mit den von der Dorsalseite kommenden verfilzen und ein dichtes Geflecht darstellen, das, wie schon erwähnt, nur an der Dorsalseite von Längsfasern durchzogen wird. Am proximalen Ende des Bulbus sind in der Figur die Ringmuskeln längs getroffen (*rm'*), wie sie ja an dieser Stelle an Medianschnitten tatsächlich zu sehen sind.

An diese Muskulatur schließt sich außen unmittelbar die gemeinsame Muskelhülle (*mh*) des Copulationsapparates, deren Ausdehnung aus der Figur ersichtlich ist.

Drüsen. In das Atrium commune münden nur wenige Ausführungsgänge erythrophiler Drüsen, die ein feinkörniges Secret führen; sie sind im Schema durch schwarze Striche angedeutet.

Im übrigen dürfte die Versorgung des Copulationsapparates mit Secreten durchgehends von den Epithelien selbst besorgt werden.

Die Vagina ist frei von drüsigen Elementen. Der sich daran schließende Drüsengang (im Schema tief dunkelgrau) ist gekennzeichnet durch hohe kolbige Zellen, an deren Basis der Kern gelegen ist, während das freie Ende das nahezu ungefärbte Secret in kugeligen oder birnförmigen Ansammlungen birgt. In dem Blindsack (*rec*) findet sich weniger Drüsensecret als im Drüsengang selbst.

An der Basis des Penis beginnt eine Partie des Ductus ejaculatorius (de_1, im Schema etwas dunkler grau), die von einem Drüsenepithel ausgekleidet ist, das ein feinkörniges erythrophiles Secret in reicher Menge birgt. Darauf folgt proximalwärts unmittelbar ein andres Drüsenepithel (de_2, im Schema tief dunkelgrau), das ganz ähnliche Verhältnisse zeigt wie das des Drüsenganges. Auch hier finden wir ein wenig färbbares Secret und ziemlich hohe Drüsenzellen. Diese Partie reicht bis zur Einmündung der Vasa deferentia (*vd'*).

Keimstöcke. Die beiden Keimstöcke liegen mit ihrer vorderen Begrenzung 1255 μ hinter dem Vorderende des Tieres. Ihre Länge beträgt 140, ihre Breite 260, ihre Höhe 170 μ. Sie liegen den Längsnervenstämmen dorsal und etwas seitlich an. Parovarien konnten nicht beobachtet werden.

Oviducte. Die Oviducte entspringen im vorderen Drittel der Keimstöcke an deren Ventralseite mit einer trichterartigen Erweiterung, die durch einen Pfropf cylindrischer Zellen verschlossen ist; sie wenden sich nach abwärts und biegen dann rechtwinkelig nach rückwärts um, den Längsnervenstämmen dorsal aufliegend. Ihr Lumen ist kaum zu erkennen; der Durchmesser beträgt 15 μ, die Gesamtlänge ungefähr 6,9 mm. Ihre histologische Beschaffenheit bietet nichts Neues. Die Art der Einmündung in den Drüsengang wurde schon beim Copulationsapparat besprochen. Die Dotterstöcke sind sehr stark entwickelt und stehen durch wohl ausgebildete Dottertrichter mit den Oviducten in Verbindung.

Hoden. Die Hoden beginnen 1875 μ hinter dem Vorderende und reichen bis nahe an den Bulbus penis heran. In den vorderen Abschnitten des Körpers sind sie nicht einreihig angeordnet, sondern gehäuft. Man sieht an Querschnitten bis zu drei Hoden jederseits dicht aneinander liegend. Nach rückwärts zu geht diese Lagerung in eine »unregelmäßig einreihige« über, und die Hoden erscheinen besonders in der Gegend vor dem Pharynx in der Längsrichtung stark komprimiert. Diese Verhältnisse erinnern an diejenigen, welche v. Graff (3, S. 159 und Anm. 13) für *Rhynchodemus ochroleucus* festgestellt hat. Die Vasa deferentia zeigen den gewöhnlichen Bau. Sie liegen den Längsnervenstämmen seitlich an und stehen mit den Hoden durch kurze Vasa efferentia in Verbindung. Über ihre Einmündung in den Ductus ejaculatorius findet sich das Nähere bei der Besprechung des Copulationsapparates.

Rhynchodemus purpureus nov. spec.

(Taf. XXX, Fig. 3—6; Taf. XXXI, Fig. 5, 6 u. 8.)

Das einzige Exemplar dieser neuen Species stammt aus der Mission Dubourg du Bozas, Abessynie & régions nilotiques (durch Joubin 18. März 1904).

Das Tier ist gerade gestreckt, aber augenscheinlich doch stark kontrahiert und in der Mitte etwas gegen die Dorsalseite abgeknickt. Im konservierten Zustand mißt es 17,5 mm in der Länge und durchschnittlich 1,8 mm in der Breite. 3,5 mm hinter dem Vorderende liegt die Mundöffnung, 7 mm hinter dieser der Geschlechtsporus. Die vordersten Körperpartien sind besonders stark kontrahiert, was schon äußerlich durch die größere Dicke und die kräftigen Querfalten kenntlich ist. Die Mundöffnung ist von einem hellen (ochroleucus) Hof umgeben. Die Dorsalseite zeigt als Grundfarbe Purpurrot (purpureus). Diese

Färbung fehlt an mehreren Stellen infolge von Verletzungen der Haut (vgl. Taf. XXX, Fig. 3 u. 4). Die Dorsalseite trägt einen schmalen, schwarzen, nicht scharf konturierten Medianstreif, von dem einzelne unregelmäßig verlaufende, verwaschene schwarze Bänder nach den Seiten ziehen. Durch eingelagertes schwarzes Pigment erscheint die Dorsalseite außerdem fein punktiert. Die Ventralseite (Fig. 5 u. 6) ist rostfarben (ferrugineus); die Kriechleiste, ein unpigmentiertes Längsband, zeigt bei schwacher Vergrößerung einen mehr sahnefarbigen (cremeus), bei stärkerer einen mehr haselfarbigen Ton (avellaneus). Die Mundöffnung ist in Fig. 6 dargestellt. Zum Zweck naturgetreuer Darstellung der Farben wurde das Tier in Xylol aufgehellt.

Den Speciesnamen »*purpureus*« hielt ich als ein auffallendes Merkmal dieser Form für besonders günstig.

Integument.

Das dorsale Epithel ist ohne Cilien 23 μ hoch, höher als das Kriechsohlenepithel. Die im Epithel des Rückens und der Seiten eingelagerten, schwach sichelförmig gekrümmten Rhabditen messen höchstens 20 μ in der Länge, finden also bequem in den Epithelzellen Platz. An einzelnen Stellen des Rückenepithels finden sich ganz ähnliche ovoide Einlagerungen wie bei *Rhynchodemus henrici* (vgl. oben S. 527), weshalb ich dieselben auch hier als Bündel verquollener Rhabditen betrachte. Die Kriechleiste hat ein 16 μ hohes Epithel, wozu noch die Cilien mit 5 μ Länge kommen. Stäbchen fehlen hier.

Sie beginnt 575 μ hinter dem Vorderende, doch hat diese Angabe wegen der starken Kontraktion gerade dieser Partie nur einen fraglichen Wert. Die Kriechleiste ist ungefähr 490 μ breit und durch eine seichte mediane Rinne in zwei Wülste geteilt, die allerdings nur wenig vorspringen. Das Profil ist also dem ähnlich, welches v. Graff (3, S. 15, Textfig. 1 *C*) gibt. Erythrophile Drüsen scheinen der Kriechleiste vollständig zu fehlen, cyanophile sind wie gewöhnlich vorhanden. Die Sinneskante erscheint an den wenigen Stellen, wo sie deutlich zu erkennen ist, grübchenfrei. Eine Drüsenkante fehlt.

Die Basalmembran ist ungefähr $^3/_4$ μ dick, an der Dorsalseite etwas kräftiger als an der ventralen, im übrigen von normaler Beschaffenheit, nur etwas weniger intensiv tingierbar als bei *Rhynchodemus henrici*.

Drüsen der Haut. Außer den erwähnten cyanophilen Drüsen der Kriechsohle münden sonst an der Körperoberfläche nur erythrophile Drüsen aus.

Hautmuskelschlauch.

Die Ring- und Diagonalfasern des Hautmuskelschlauches sind nur einschichtig angeordnet, die Längsfasern in der dorsalen Region der Körpermitte in zwei bis drei Schichten, sonst aber ebenfalls in einfacher Lage vorhanden. An manchen Stellen war von der einen oder andern Schicht überhaupt nichts zu sehen. Am kräftigsten sind die Längsfasern entwickelt, am schwächsten die Diagonalfasern. In dieser Beziehung herrscht eine weitgehende Übereinstimmung mit *Rhynchodemus terrestris* (vgl. v. Graff, 3, S. 73 u. 76).

Parenchymmuskulatur.

Dorsale, obere, mittlere und ventrale Longitudinalfasern sind wohl ausgebildet und zu kräftigen Bündeln entwickelt. Besonders deutlich sind diese in den hinteren Körperpartien voneinander geschieden. Die mittleren und die ventralen Bündel sind am stärksten und zahlreichsten. Die dorsalen und ventralen Transversalfasern, besonders die ersteren, sind nur schwach ausgebildet, die mittleren hingegen, welche dem Darm und dem Nervensystem anliegen, sowie die unteren zeigen eine mächtige Entfaltung. Auch dorsoventrale Fasern sind reichlich vorhanden.

Ebenso wie bei *Rhynchodemus henrici* sind hier außer den mittleren auch die ventralen Längsbündel über der Kriechleistenmitte deutlich verstärkt.

Nach diesen Ergebnissen der Untersuchung des Hautmuskelschlauches und der Parenchymmuskulatur gehört auch diese Form zu der *Rhynchodemus*-Gruppe *a* (v. Graff, 3 S. 84).

Verdauungsapparat.

Darm. Das Darmepithel bietet keine Besonderheiten. Stäbchenförmige Einlagerungen fehlen ebenso wie bei *Rhynchodemus henrici*. Auf einer Strecke von 2 mm konnte ich am vorderen Hauptdarm 26 Divertikelwurzeln zählen, doch schätze ich die in der Ruhelage auf dieses Stück entfallende Zahl auf höchstens die Hälfte.

Pharynx (Taf. XXXI, Fig. 8). Die Mundöffnung (*m*), deren Stellung zum Vorderende bereits gelegentlich der Besprechung des Exterieurs (S. 535) erwähnt wurde, liegt vor der Mitte der Pharyngealtasche. Diese ist 1,3 mm lang und 0,6 mm hoch. Am hinteren Ende trägt sie einen trichterförmigen Blindsack (*bl*) von 0,1 mm Länge. Ein

Mundrohr ist nicht ausgebildet, die Mundöffnung führt unvermittelt in die der Ventralseite stark genäherte Pharyngealtasche. Der Pharynx füllt dieselbe fast vollständig aus. Er ist typisch cylindrisch und in der Ruhe annähernd horizontal gestellt (vgl. v. GRAFF, 3, S. 101, Anm. 4a). Die aus der Figur ersichtliche Krümmung des Pharynx dürfte auf Kontraktion zurückzuführen sein.

Histologische Beschaffenheit. Das Epithel der Kriechleiste biegt ein wenig in die Mundöffnung ein, wobei es vom Hautmuskelschlauch begleitet wird. Die Pharyngealtasche hat ein typisches Plattenepithel, nur im Blindsack (*bl*) wird das Epithel etwas höher. Cilien scheinen der Pharyngealtasche gänzlich zu fehlen, ebenso fehlt eine eigne Muscularis. Das Epithel des Pharynx zeigt die typische Beschaffenheit. Alles was oben (S. 529) für *Rhynchodemus henrici* hierüber gesagt wurde, gilt auch hier. Der Darmmund (*dam*) ist verhältnismäßig eng. Gleich hinter ihm erweitert sich der vordere Hauptdarm (*D*) bedeutend, so daß diese Übergangsstelle scharf markiert erscheint.

Muskulatur. In der Mittelschicht sind die nur in geringer Anzahl vorhandenen Längsmuskeln gleichmäßig verteilt; die hier besonders gut erkennbaren Radiärfasern sind dagegen kräftig ausgebildet. In der Außenschicht finden wir unter den Epithelialplatten eine einfache Lage von Längsmuskeln, dann eine zarte Ringmuskulatur, ebenfalls einschichtig, und zu innerst zwei bis drei Längsmuskelschichten übereinander, welche besonders deutlich an der Basis des Pharynx zu sehen sind, wo sie etwas voneinander abgerückt erscheinen. Die Innenschicht weist, dem Innenepithel anliegend, eine kompakte Masse lamellenartig angeordneter Ringfasern auf, sowie nach innen davon, als Abgrenzung gegen die Mittelschicht, Längsfasern in zwei- bis dreifacher Lage. Die Radiärmuskeln durchdringen die Innenschicht.

Drüsen. Die cyanophilen Drüsengänge biegen zum Teil gegen die Außenwand des Pharynx ab und münden hier in ähnlicher Weise, wie es bei *Rhynchodemus henrici* (vgl. S. 530) zu beobachten war. Die cyanophilen Drüsengänge liegen der Außenschicht des Pharynx an, während die erythrophilen die Mittelschicht erfüllen. Dementsprechend sind auch die Drüsenmündungen am freien Rande des Pharynx angeordnet, so daß die cyanophilen um die erythrophilen einen Kreis bilden. Die erythrophilen Drüsen überwiegen an Masse die cyanophilen.

Innervation. Unter der Außenschicht findet sich ein wohl entwickelter Nervenplexus, während an der Grenze zwischen Mittel- und

Innenschicht nur an einzelnen Stellen nervöse Elemente zu beobachten waren. Vermutlich ist das Verhalten ein ähnliches wie bei *Rhynchodemus henrici* (vgl. S. 530), zumal auch bei dieser Form ein centraler Nervenplexus fehlt.

Bezüglich des Excretionsapparates gilt das oben für *Rhynchodemus henrici* Gesagte (vgl. S. 531).

Nervensystem. Die Untersuchung des Nervensystems stieß hier auf Schwierigkeiten, weil mir nur Längsschnitte vorlagen und ich auch aus der Kombination derselben kein klares Bild über die Anordnung der Nerven sowie der Commissuren gewinnen konnte. Die vorderen Längsnerven vermochte ich hier nicht aufzufinden; sie liegen entweder dem Gehirn so dicht an, daß sie sich von ihm nicht genügend scharf trennen lassen, oder sind möglicherweise auch in die Bildung des Hautnervenplexus eingegangen. Es war demnach eine Abgrenzung des Gehirns von den hinteren Längsnervenstämmen im Sinne Böhmigs nicht durchzuführen.

Genitalapparat.

Copulationsapparat (hierzu Taf. XXXI, Fig. 5 u. 6). Wie aus der Fig. 6 hervorgeht, ist der Copulationsapparat dieser Form verhältnismäßig klein. Er nimmt nur $^3/_5$ der Körperdicke ein und mißt in der Längsrichtung des Tieres nur 1 mm.

Der Geschlechtsporus (*pg*) liegt etwas hinter der Körpermitte; er erweist sich als querer Spalt, in der Längsrichtung des Tieres gemessen 40 μ, in der Querrichtung 90 μ breit. An ihn schließt sich ein etwas nach hinten gerichtetes Rohr von 100 μ Länge und 30 μ durchschnittlicher Weite. Durch dasselbe gelangen wir in das becherförmige unansehnliche Atrium commune (*ac*). Die Epithelhöhe dieser Partien beträgt 18 μ. Eine kleine Öffnung an der Dorsalwand des Atrium commune führt einerseits zum Atrium masculinum (*am*), welches über dem vorderen Teil des gemeinsamen Geschlechtsraumes gelegen ist, anderseits zu dem engen Atrium femininum (*af*); in Fig. 5 ist der Eingang zum männlichen Atrium durch eine Ellipse gekennzeichnet. Die Penistasche ist entsprechend der Form des Penis kegelförmig und mißt an der Basis 250 μ im Durchmesser und ebensoviel in der Länge. Das Epithel hat eine Höhe von 18 μ und besteht aus cylindrischen, kurze Cilien tragenden Zellen. Der Penis (*p*), dessen Länge die der Tasche fast erreicht, weist auffallend dünne Wandungen auf. Sein Außenepithel wird gegen die Spitze zu immer niedriger und zeigt hier eine Höhe von 7 μ. Der Ductus ejaculatorius (*de*) ist an der Penisspitze

sehr eng (8 μ), erweitert sich aber proximalwärts zu einem geräumigen Gange, demgegenüber die Wandung des Penis sehr zart erscheint. In der halben Länge des Penis wird das Epithel des Ductus ejaculatorius drüsig und höher, es bildet Falten und förmliche Zotten zwischen 18 und 60 μ Höhe. Die lichte Weite des Ausspritzungskanales beträgt in dieser Region durchschnittlich 130 μ. Proximalwärts gelangt man zu einer Stelle (de_1), wo sich der Ductus ejaculatorius zu einer geräumigen Blase von 400 μ Länge und 220 μ Durchmesser erweitert. Diese Blase stellt eine Vesicula seminalis (*ves*) dar, deren drüsiges Epithel denselben Bau zeigt wie die soeben besprochene sich distal anschließende Partie des Ductus ejaculatorius. Bei *vd'* münden in die Samenblase die Vasa deferentia (*vd*) von der Seite her ein, deren eigentümliche Verdrehung wohl auf Kontraktionserscheinungen zurückzuführen sein dürfte. Knapp hinter dem Zugang zur Penistasche liegt die Mündung der röhrenförmigen, 30 μ weiten Vagina (*va*). Diese steigt erst steil, nur leicht nach hinten gerichtet, zur Dorsalseite empor und biegt dann, ungefähr 200 μ von ihrer Einmündungsstelle in das Atrium commune entfernt, fast rechtwinkelig um und wendet sich wiederum der Ventralseite zu. Ihr drüsenloses Epithel hat eine Höhe von 25 μ. An die Vagina schließt sich der Drüsengang (*drg*), eine fast kugelige Blase von 30—50 μ Durchmesser und 17 μ Epithelhöhe. In seinen hintersten Teil münden bei *od'* die beiden Oviducte (*od*) getrennt voneinander ein. Die der Mündung zunächst liegende Strecke der Oviducte könnte man, da hier ebenfalls Schalendrüsen (*dr*) einmünden, als »paarigen Drüsengang« dem »unpaaren Drüsengang« gegenüberstellen. An der Knickungsstelle der Vagina ist ein 200 μ langer, 40 μ weiter Blindsack gelegen, der nach oben und vorn verläuft und dessen Richtung mit dem absteigenden Ast der Vagina in eine Gerade fällt. Dieser Blindsack (*rec*) hat ein 20 μ hohes Epithel, ist frei von Drüsen und stellt vielleicht ein Receptaculum seminis dar. Es fanden sich darin, ebenso wie in der Vagina, Samenfäden vor.

Muskulatur. Das Atrium commune und die Penistasche tragen unter dem Epithel eine dünne Schicht circulärer Muskelfasern, die sich noch ungefähr bis zur Hälfte der äußeren Peniswand erstreckt. Auf diese Ringmuskeln folgt eine einschichtige Längsmuskellage. An der Vagina erscheint die circuläre Muskulatur verdickt, während dem Drüsengange und dem Receptaculum gerade diese circulären Fasern fehlen und nur Längsmuskeln vorhanden sind. Sehr mächtig entwickelt sind die Muskeln des Bulbus penis, durch welche die Vesicula seminalis, der Ductus ejaculatorius, der Penis und die Penistasche ganz eingehüllt

werden. Die äußerste Schicht bilden mehrere Lagen starker Längsmuskeln, die wir als Muskelhülle (*mh*) ansprechen können. Im übrigen finden wir im Bulbus penis circuläre Faserzüge (*rmd*, *rmr*), von Längsmuskeln (*lm*) durchbrochen, aber auch schief verlaufende Fasern in ganz unregelmäßiger Anordnung, was im Schema Fig. 5 nicht angedeutet werden konnte. Zwischen Penistasche und Vagina verlaufen einzelne dorsoventrale Fasern, die offenbar auch an der Bewegung dieser Partien beteiligt sind. Der Penis selbst ist arm an Muskeln. Nur Längs- und Radiärfasern waren festzustellen.

Drüsen. Im Atrium commune finden sich die Mündungen cyanophiler Drüsen, im Schema nur durch Strichelung des Epithels angedeutet. Die Drüsen selbst waren nicht auffindbar. Die Ausführungsgänge sind stellenweise dicht gehäuft. Die Penistasche ist frei von Drüsen, ebenso der distalste Abschnitt des Ductus ejaculatorius; die übrigen Teile des Ausspritzungskanales sowie die Vesicula seminalis sind von einem Epithel ausgekleidet, welches ein mit Hämatoxylin und Eosin schwach violett tingierbares Secret liefert. Durch das zottige Vorspringen des Epithels in das Lumen der Vesicula seminalis ist für eine ausgiebige Oberflächenvergrößerung gesorgt.

Die reich entwickelten Schalendrüsen (*dr*) zeigen keine Besonderheiten.

Cilien konstatierte ich im Atrium commune, in der Penistasche und im ganzen weiblichen Trakt des Copulationsapparates.

Keimstöcke. Die beiden Keimstöcke liegen den Längsnervenstämmen dorsal und seitlich an; ihre Distanz vom Vorderende beträgt 0,67 mm, ihre Länge 100, die Breite 174 und die Höhe 120 μ. Parovarien fehlen.

Oviducte. Die beiden Oviducte beginnen mit einer trichterartigen, durch einen Zellpfropf geschlossenen Erweiterung an der Ventralseite der Keimstöcke und wenden sich dann etwas nach innen, so daß sie mitten über die Längsnervenstämme zu liegen kommen. Ihr Durchmesser beträgt 22 μ; das Lumen ist oft unkenntlich.

Die Dotterstöcke, welche ventral und dorsal vom Darm und zwischen dessen Divertikel eingezwängt liegen, sind sehr reich entwickelt und reichen nach vorn fast bis zur Spitze des vorderen Hauptdarmes.

Hoden. Die Hoden beginnen 450 μ hinter dem Vorderende und reichen bis nahe an den Copulationsapparat. Sie sind einreihig angeordnet und gegeneinander stark abgeplattet.

Die Vasa deferentia bieten keine Besonderheiten.

Rhynchodemus ochroleucus Graff.

S. v. Graff, 3, S. 491, Habitusbilder Taf. XV, Fig. 7—11, Anatomie Taf. XLIV, Fig. 5—8, Taf. XLV, Fig. 1—6.

Copulationsapparat.

(Hierzu Taf. XXX, Fig. 7.)

Der spaltförmige Porus genitalis (*pg*) geht in ein 400 *μ* langes, ungefähr 30 *μ* weites Rohr über, an das sich der männliche und der weibliche Vorhof fast direkt anschließen, ohne daß es zur Ausbildung eines schärfer abgegrenzten Atrium commune käme. Das Atrium masculinum (*am*) verläuft in einem nach unten offenen Bogen und dürfte auch bei einem nicht kontrahierten Tier nicht ganz gerade zu liegen kommen. Es ist charakterisiert durch mehrere mächtige Falten, die sowohl dorsal als ventral und seitlich inserieren. In der Figur konnten diese Falten nur zum Teil berücksichtigt werden. Ein eigentlicher Penis fehlt dieser Form. Wir sehen bei *d e m* die Mündung des Ductus ejaculatorius (de_1—de_4), dessen Abschnitte bei der Besprechung der Drüsen näher erläutert werden sollen. Er zieht ein Stück nach abwärts, dann schräg nach vorn und oben und geht mit einer kleinen Einschnürung in die Samenblase (*ves*) über. An diese schließt sich das gemeinsame Stück der Vasa deferentia (*vdc*), in das bei *vd′* die beiden Vasa deferentia (*vd*) einmünden. Diese ziehen schräg nach abwärts und hinten und wenden sich schließlich nach vorn den Hoden zu. Das Atrium femininum (*af*) stellt ein sackförmiges Gebilde dar, dessen Längsachse nach vorn und unten geneigt ist und mit der Horizontalen einen Winkel von etwa 45° bildet. Es mißt in der Längsausdehnung 0,5 mm, in dorsoventraler größter Weite 0,3 mm. Der sich anschließende Drüsengang (*drg*) ist ein Rohr von 112 *μ* Länge und 26 *μ* Weite und zieht fast horizontal nach rückwärts. Sein hohes Epithel erscheint durch die Ausführungsgänge der Schalendrüsen fast vollständig verdrängt. Vom proximalen Ende des Drüsenganges gelangen wir in einen ungefähr 170 *μ* langen Eiergang (*eig*), der senkrecht gegen die Ventralseite verläuft und bei *od′* die beiden Oviducte *od* aufnimmt. Diese ziehen ein Stück nach der Seite, dann nach rückwärts und in einem Bogen nach unten und vorn.

Muskulatur. Das an die Geschlechtsöffnung sich anschließende enge Rohr ist umgeben von einer zwei- bis dreifachen Lage von Ring- und Längsmuskeln. Am Atrium masculinum findet sich die von v. Graff (3, S. 200, Taf. XLV, Fig. 1 *ccm*) näher beschriebene Muscularis *ccm*, an die sich außen ein Muskelgeflecht und die Muskelhülle (*mh*) anschließen. Im Schema wurde darauf Bedacht genommen, daß die

Muscularis des Atrium masculinum in der dessen einzelnen Abschnitten genau entsprechenden Stärke eingetragen erscheint. Kurz vor der Mündung des Ductus ejaculatorius (*dem*) hört die Muskulatur bis auf wenige Ringfasern auf. Ein Stück hinter der Mündung *dem* setzt dieselbe wieder ein, so daß wenige Ring- und Längsfasern den Ductus ejaculatorius begleiten. Im weiteren Verlauf ist von diesen Fasern infolge der Drüsenmassen, die hier liegen, nichts mehr zu sehen. An dem vereinigten Stück der Vasa deferentia (*vde*) sind einige schwache Längsfasern zu sehen; auch der Abschnitt de_4 des Ductus ejaculatorius läßt Ring- und Längsfasern erkennen.

Das Atrium femininum wird von einer äußeren und inneren Längs- und einer dazwischen liegenden Ringmuskelschicht begleitet, Drüsen- und Eiergang zeigen spärliche Längsfasern.

Drüsen. Das Atrium masculinum scheint vollständig frei von Drüsen zu sein, ebenso der distalste Abschnitt (de_1) des Ductus ejaculatorius. Im sackartig erweiterten Abschnitt de_2 findet sich ein Drüsenepithel (in der Figur dunkelgrau gehalten), das ein feinkörniges, blaßrosa tingierbares Secret liefert. Das nächste Stück de_3 des Ductus ejaculatorius hat ein normales Epithel, das aber durch massenhaft ausmündende Drüsen $dedr_1$ und $dedr_2$ verdrängt zu sein scheint. Diese Drüsen liefern ein grobkörniges, tiefrot tingierbares Secret. Im Abschnitt de_4 endlich liegt ein Drüsenepithel vor, das dem von de_2 vollständig in Bau und Secret gleicht. In die Vesicula seminalis münden Drüsen (*vesdr*), die sich mit Hämatoxylin-Eosin nicht tingieren und mir daher entgangen wären, hätte ich nicht ihr Vorhandensein an den Schnitten v. Graffs, die mit Pikrokarmin gefärbt sind, nachweisen können.

Wir haben es demnach in der Vesicula seminalis und im Ductus ejaculatorius mit dreierlei Drüsen zu tun; eine Art davon gehört zwei voneinander getrennten Abschnitten (de_2 und de_4) an.

Das Atrium femininum ist frei von Drüsen. Die Schalendrüsen (*dr*), welche nicht nur in der nächsten Umgebung des Drüsenganges anzutreffen, sondern weit verbreitet sind, sind von gewöhnlicher Beschaffenheit.

Rhynchodemus schmardai Graff.

(S. v. Graff, 3, S. 502, Taf. XVI, Fig. 17—19.)

Pharynx. Die Mundöffnung bildet einen queren Spalt, der in der Längsrichtung des Tieres 60, in der Querrichtung 120 μ mißt. Durch ein kurzes Mundrohr gelangen wir in die horizontal gestellte

Pharyngealtasche, die eine Länge von 2130, eine Höhe von 1060 und eine Breite von 875 μ besitzt. Das Cylinderepithel der Mundöffnung geht allmählich in das typische Plattenepithel der Pharyngealtasche über. Schon vor der Insertion des Pharynx wird letzteres höher und zeigt wellige Ränder, weshalb diese Partie von JANDER (7, S. 179, Fig. 28) bereits dem Pharynx zugerechnet wird. Die Pharyngealtasche besitzt keine eigne Muscularis. Cilientragende Epithelzellen finden sich nur in der nächsten Umgebung der Pharynxinsertion. Das Pharynxepithel zeigt den für den cylindrischen Pharynx typischen Bau. Das eingesenkte Außenepithel setzt sich ein Stück auf das Lumen fort und geht in ein gewöhnliches Epithel über, dessen Zellen gegen den Darmmund zu an Größe zunehmen. Der Darmmund hat eine Weite von 210 μ. Der Pharynx ist typisch cylindrisch und in der Ruhe horizontal gestellt. *Rhynchodemus schmardai* ist also unter die von v. GRAFF (3, S. 101, Anm. 4a) genannten Formen einzureihen.

Muskulatur. Unter dem Außenepithel des Pharynx findet sich eine aus höchstens fünf, gewöhnlich nur drei bis vier Fasern bestehende äußerste Längsmuskelschicht, dann eine aus fünf bis sieben Lagen feiner Fasern bestehende äußere Ringmuskelschicht, in die die kernhaltigen Leiber der eingesenkten Epithelzellen eingebettet sind. Dann folgen starke Längsmuskeln, die im proximalen Teil des Pharynx in sechs bis acht Lagen übereinander auftreten, während ihre Mächtigkeit distalwärts abnimmt und am freien Rande des Pharynx nur vereinzelte Fasern auftreten. In der Mittelschicht konnte ich nur kräftige Radiärfasern mit Sicherheit feststellen. Unter dem Innenepithel liegt eine zwei- bis dreifache Schicht innerer Längsmuskeln, gefolgt von einem ansehnlichen Geflecht von Ring- und Längsfasern; die letzteren sind besonders kräftig, dafür aber in geringerer Zahl vorhanden, während die Ringfasern an Zahl überwiegen.

Drüsen. Die Schleimdrüsen biegen zum Teil schon früher aus der Mittelschicht nach außen ab, wo ihre Secretpfropfen im Außenepithel in regelmäßiger Weise angeordnet sind (vgl. v. GRAFF, 3, Taf. XLVI, Fig. 11 und S. 106). Die Schleimdrüsen verlaufen im äußeren, die Speicheldrüsen im inneren Teile der Mittelschicht. Dementsprechend liegen auch ihre Mündungen am freien Pharynxrande. Ein kleiner Teil der erythrophilen Drüsen mündet in das Lumen des Pharynx.

Ich habe hier nur der Kürze wegen den Ausdruck »Drüsen« gebraucht; es handelt sich selbstverständlich im Pharynx selbst nur um deren Ausführungsgänge, da ja die Drüsen außerhalb des Pharynx liegen (vgl. v. GRAFF, 3, S. 107).

Innervation. An der äußeren Grenze der Mittelschicht findet sich ein wohlentwickelter Nervenplexus. Vereinzelte Nervendurchschnitte liegen auch am inneren Rande der Mittelschicht, ohne daß man von einem Plexus sprechen könnte.

Nervensystem. Eine scharfe morphologische Abgrenzung des Gehirns nach dem Vorgange L. Böhmigs (1, S. 410 ff.) war nicht durchführbar, da sich »vordere Längsnerven« (»α« Böhmigs) nicht feststellen ließen. Zwei längsverlaufende, an einzelnen Schnitten bemerkbare Verdickungen des ventralen Hautnervenplexus führten mich zur Vermutung, daß die Nerven »α« in diesen aufgenommen sein könnten. Das Gehirn hat weitgehende Umformungen erlitten, die Dorsal- und Lateralnerven und Commissuren der Gehirnhälften sind ganz unregelmäßig angeordnet. In der Region der Abzweigung der N. optici verbindet eine starke Commissur die dorsalsten Partien des Gehirns, während die übrigen Commissuren, gewöhnlich zwei bis drei übereinander, sich nur in den mittleren und ventralen Abschnitten vorfinden. Sinnesnerven gehen vom Vorderende des Gehirns in großer Zahl ab.

Die Längsnervenstämme bieten keine Besonderheiten. Der Hautnervenplexus ist außerordentlich kräftig.

Genitalapparat.

(Hierzu Taf. XXXI, Fig. 1—3.)

Copulationsapparat (Taf. XXXI, Fig. 1). Die Geschlechtsöffnung (*pg*) befindet sich bei dem zur Untersuchung herangezogenen Exemplare 3680 μ hinter der Mundöffnung und mißt in der Längsrichtung des Tieres 70, quer 170 μ. Sie führt unmittelbar in das Atrium commune (*ac*), das 380 μ lang und 550 μ hoch ist. Als solches fasse ich jene Partie des Geschlechtsvorhofes auf, welche von einem Drüsenepithel ausgekleidet ist und in Fig. 1 durch Schwarzfärbung dieser Schicht markiert erscheint. Dieses Epithel hat eine Höhe von 17 (gegen das Atrium masculinum zu) bis 153 μ (gegen das Atrium femininum zu). Nach vorn vom Atrium commune liegt das Atrium masculinum (*am*), das bis zum Ende des Ductus ejaculatorius 1000 μ lang ist bei einer größten Höhe von 513 μ (in der proximalsten Partie gemessen). Es hat zahlreiche ringförmige Falten, die in der Figur nur teilweise dargestellt werden konnten. Das Cylinderepithel des Atrium masculinum hat eine durchschnittliche Höhe von 15 μ. Ein Penis im strengsten Sinne des Wortes ist hier nicht entwickelt, doch erscheint die distalste Partie des Ductus ejaculatorius (de_1) etwas vorgestülpt.

Auf diese drüsenfreie Strecke des Ductus ejaculatorius folgt ein etwas erweiterter Abschnitt de_2 mit Drüsenepithel von 500 μ Länge und 150 μ größter Weite. Der dritte Abschnitt des Ductus ejaculatorius (de_3) ist ein kurzes, enges, aufwärts steigendes Rohr mit gewöhnlichem Epithel. Er führt in die Vesicula seminalis (*ves*), die in der Längsrichtung 175, in der Höhe 112 μ mißt und ein Epithel aufweist, das dem des Atrium masculinum im wesentlichen gleichkommt. Bei *vd'* münden getrennt voneinander die beiden Vasa deferentia (*vd*), die von hier nach unten und etwas nach rückwärts ziehen, so daß ihre Umbiegungsstelle nach vorn unter den Abschnitt de_2 des Ductus ejaculatorius zu liegen kommt.

An das Atrium commune schließt sich nach rückwärts zu die Vagina (*va*) an, welche 418 μ lang und an der weitesten Stelle 100 μ weit ist. In der Figur ist sie dunkelgrau gehalten. Die Drüsenzellen, die das Epithel der Vagina bilden, sind 94—153 μ hoch. Auf sie folgt der Drüsengang (*drg*), dessen nicht drüsiges Cylinderepithel eine Höhe wie das Epithel der Vagina besitzt. Der Drüsengang ist 200 μ lang und 150 μ hoch und besitzt mehrere Ringfalten, die in der Figur nur zum Teil zum Ausdruck gebracht wurden. In seinen proximalsten Abschnitt mündet der Eiergang (*eig*), der sogleich vertikal nach unten absteigt und nach einem Verlaufe von 200 μ bei *od'* die beiden Oviducte *od* aufnimmt. Beim vorliegenden Exemplar ist der rechte Oviduct vor seiner Mündung in zwei Äste (*odr* und *odr'*) gespalten, die sich alsbald wieder vereinigen; es handelt sich offenbar um eine Mißbildung, der keine weitere Bedeutung beizumessen ist.

Die Oviducte ziehen erst gerade nach abwärts, dann nach vorn.

Muskulatur. Der gesamte Copulationsapparat ist von einer Muskelhülle (*mh*) umgeben, welche aus drei bis sechs Schichten von Längsmuskeln besteht. Von dieser ziehen allseits Radiärfasern nach innen. Die Mündung des Ductus ejaculatorius ist in einem Umkreis von etwa 140 μ frei von Muskulatur. Im übrigen sind aber Atrium commune, masculinum, femininum und Drüsengang von einer Ringmuskulatur, bestehend aus vier bis sechs Lagen zarter Fasern, sowie von einer Längsmuskelschicht von zwei bis vier Fasern Höhe umgeben. Am Ductus ejaculatorius findet sich zwischen Epithel und Ringmuskulatur eine ein- bis dreischichtige Längsfaserlage; die Längsmuskeln an der Außenseite der Ringfasern fehlen aber hier. Die Mitte des Abschnittes de_2 zeigt eine verstärkte, aus fünf bis sieben Lagen bestehende Ringmuskulatur. An den Ductus ejaculatorius treten besonders zahlreiche Radiärfasern heran.

Drüsen. Das Atrium commune (*ac*) ist von einem Drüsenepithel

ausgekleidet, das ein grobkörniges eosinophiles Secret abscheidet. Der zweite Abschnitt des Ductus ejaculatorius (de_2) hat ein drüsiges Epithel mit schwach eosinophilem feinkörnigen Secret. Im übrigen scheint der männliche Teil des Copulationsapparates drüsenfrei zu sein. Die Vagina (*va*) besitzt ein Drüsenepithel mit feinkörnigem eosinophilen Secret. Das Cylinderepithel des Drüsenganges (*drg*) ist durchsetzt von den Ausführungsgängen zahlreicher Schalendrüsen (*dr*), die ein grobkörniges, stark eosinophiles Secert liefern.

Keimstöcke (Taf. XXXI, Fig. 3). Die beiden kugeligen Keimstöcke liegen 6 mm vom Vorderende entfernt, den Längsnervenstämmen dorsal und etwas seitlich auf. Die Eizellen, die sonst ein normales Aussehen haben, enthalten fast alle ein bis vier rundliche, aus einer sich stark mit Eosin färbenden homogenen Substanz bestehende Gebilde (*x*); es dürfte sich um Nährsubstanz handeln, wie sie sich in gleicher Weise in den jungen Dotterzellen, ehe sie den gelben Nahrungsdotter bilden, vorfindet.

Versprengte Keimzellen (Taf. XXXI, Fig. 2). In der Umgebung der Oviducte, und zwar meist zu beiden Seiten, zuweilen auch dorsal und ventral von ihnen, finden wir von einer Tunica propria (Fig. 2, *tp*) umschlossene Gruppen von Keimzellen. Es fehlt jede Verbindung mit den Oviducten, selbst da, wo sie ihnen unmittelbar anliegen. Der Durchmesser dieser kugeligen Zellhaufen schwankt zwischen 15 und 60 μ; sie beginnen gleich hinter den Keimstöcken und reichen bis in die Nähe der Geschlechtsöffnung. Auf einer Strecke von kaum 2 mm konnte ich jederseits zehn Gruppen zählen, doch ist die Gesamtzahl mit ungefähr 16—20 jederseits wohl sicher nicht zu hoch gegriffen. Diese Zellgruppen spreche ich als »versprengte Keimzellen« an. Ein Vergleich mit den Präparaten von *Geoplana bogotensis* Graff, nach denen B. Busson (2) arbeitete, ergab vollständige Übereinstimmung. Doch fühle ich mich nicht berechtigt, sie nach dem Vorgange Bussons (2, S. 417 u. 418) als »Nebenkeimstöcke« zu bezeichnen, da doch keine genügenden Anhaltspunkte für eine tatsächliche Funktion vorliegen. Sämtliche Zellen zeigen beginnenden Zerfall, ohne daß sie in Funktion getreten wären. Auch ist ihre Anordnung eine so unregelmäßige, daß es zu gewagt erscheint, ihr Auftreten als einen »Rückschlag zu den Polycladen« (a. a. O., S. 418) anzusehen.

Die Oviducte entspringen von der Innen- und Ventralseite der Keimstöcke mit einem Trichter, welcher durch ein Polster aus 22 μ hohen cylindrischen Zellen verschlossen ist, deren Kerne gegen

das Lumen des Oviductes zu liegen. In ihrem weiteren Verlaufe schmiegen sie sich den Längsnervenstämmen dorsal an.

Die Dotterstöcke sind reich entwickelt.

Die Hoden sind sehr zahlreich, einreihig angeordnet und in der Längsrichtung gegeneinander abgeplattet.

Die Vasa deferentia bieten normales Verhalten.

Rhynchodemus terrestris (Müll.).

Das mir zur Verfügung stehende Exemplar wurde von Scharff in Woodford in Irland (Cy. Galway) gesammelt, ist im konservierten Zustand 11,3 mm lang und stark gegen die Ventralseite eingekrümmt. Es wurde in toto längs geschnitten.

Copulationsapparat (Taf. XXXI, Fig. 9). Bei der Darstellung des Copulationsapparates dieser Form war es mir weniger um eine Beschreibung der hier vorliegenden Verhältnisse zu tun, da ja ohnedies v. Kennel (8) und v. Graff (3, p. 201, Taf. XLVIII, Fig. 2—4) dieses Thema eingehend erörtert haben, sondern hauptsächlich um eine schematische Wiedergabe des Copulationsapparates, weil die Figur, welche v. Kennel (8, Taf. VII, Fig. 19) gibt, zu wenige Details bringt und v. Graff (3, Taf. XLVIII, Fig. 2—4) nur einzelne Partien abbildet. Um nun dem *Rhynchodemus terrestris* einen Platz in der den Schluß der vorliegenden Arbeit bildenden Zusammenstellung anweisen zu können, habe ich eine Neuuntersuchung vorgenommen.

Der fast kreisrunde Genitalporus (*pg*) ist bei dem vorliegenden Individuum genau $^1/_4$ der Körperlänge vom Hinterende entfernt und hat ungefähr 50 μ Durchmesser. Die Verbindung zwischen Geschlechtsöffnung und Atrium genitale (*ag*) wird hier nicht durch ein Rohr hergestellt, sondern das Atrium schließt sich dicht an den Genitalporus an und erweitert sich trichterförmig gegen die Dorsalseite. Zur Ausbildung von besonderen Atrien für den männlichen und weiblichen Abschnitt des Copulationsapparates kommt es hier nicht.

Der ansehnliche, ziemlich steil gestellte, leicht **S**-förmig gebogene Penis im engeren Sinne (*p*) ragt frei in das Atrium genitale vor, hat an seiner Basis einen Durchmesser von 450 μ und mißt von hier bis zur Spitze 600 μ. Der Bulbus penis bildet eine kugelige Blase von annähernd 600 μ Durchmesser, so daß die Gesamtlänge des Penis ungefähr 1200 μ beträgt.

Die Muskulatur schildert in klarer Weise v. Graff (3, S. 202), dessen Befunden ich für den gesamten Copulationsapparat nichts Neues hinzufügen kann.

Die Mündung des Ductus ejaculatorius (*de*) besitzt eine Weite von 12 μ. Sein niederes Epithel geht an der Basis des Penis im engeren Sinne in das hohe Drüsenepithel der Samenblase (*ves*) über, welche ganz in den Bulbus eingebettet ist. In Übereinstimmung mit v. Kennel und im Gegensatz zu v. Graff halte ich das Epithel der Vesicula, das in meinem Schema dunkelgrau gezeichnet ist, für ein drüsiges und zweifle daran, daß das im Lumen der Samenblase befindliche Secret von außerhalb des Penis gelegenen Drüsen stammt. Ich habe solche trotz genauer Durchsicht der Schnitte nicht finden können.

v. Kennel spricht nicht von einer Samenblase in dem hier gebrauchten Sinne, sondern nur von einer Erweiterung des Ductus ejaculatorius. Die Falten des Epithels finden sich besonders an der dorsalen Wand der Vesicula in reicher Ausbildung. Es handelt sich hier offenbar um eine Oberflächenvergrößerung zwecks besserer Versorgung des Penis mit Drüsensecret. In die hinterste Partie der Vesicula seminalis münden getrennt von den Seiten her (bei *vd'*) die beiden Vasa deferentia (*vd*). Kurz vor ihrer Mündung zeigen sie eine Anschwellung (*ves'*), welche v. Kennel als »Samenblase« bezeichnet. Da es sich hier um keine zufällige, sondern eine konstante Erscheinung handelt, wollen wir dafür mit v. Graff (3, S. 163) den Namen »äußere Samenblasen« gebrauchen. Im Schema ist nur die linke (*ves'*) zu sehen, die rechte durch den Bulbus verdeckt.

Von der Hinterwand des Atrium genitale aus gelangen wir unmittelbar in die Vagina (*va*), welche ein ziemlich enges, 400 μ langes Rohr darstellt, das fast horizontal nach hinten verläuft. Daran schließt sich der 225 μ lange Drüsengang (*drg*), in dessen hintersten Abschnitt sich seitlich die beiden Oviducte (*od*) bei *od'* getrennt voneinander öffnen. Es folgt nun ein an einem kurzen Stiele sitzender Blindsack (*rec*), wie ich einen solchen auch bei *Rhynchodemus henrici* (Taf. XXXI, Fig. 4 *rec*) und *Rhynchodemus purpureus* (Taf. XXXI, Fig. 5 *rec*) festgestellt habe. Ebenso wie bei den beiden genannten Formen bleibt auch hier die Frage offen, ob es sich wirklich um einen Uterus oder nicht vielleicht um ein Receptaculum seminis handelt. Der Blindsack zieht nach vorn bis in die nächste Nähe des Atrium genitale. Er zeigt verschiedene Falten, die in der Figur weggelassen wurden, ist 650 μ lang und im Maximum 160 μ weit. Sein Epithel zeigt keine Besonderheiten. Die Cilien waren zu schlecht erhalten, um ihre Länge mit Sicherheit bestimmen zu können. Am rostraden Ende des Hohlraumes gewahrt man die Einmündungsstellen der beiden Ductus genito-intestinales (*dgi*). Der linke dieser Gänge ist bis zu seiner Mündung in den linken hinteren

Hauptdarm (*Dl*) gezeichnet, vom rechten aber nur ein Stück angedeutet. v. Graff beschreibt diese Verbindung als Canalis vitello-intestinalis und geht darauf näher ein (3, S. 236, Taf. XLVIII, Fig. 3). Ich konnte ein ähnliches Verhalten bei *Derostoma unipunctatum* konstatieren. Ferner hat u. a. Mell für *Pelmatoplana mahéensis* (Graff) (9, S. 202, Taf. XXXI, Fig. 1 *dgi*) und für *Pelmatoplana braueri* (Graff) (9, S. 204, Taf. XXXI, Fig. 2 *dgi*) dieselbe Erscheinung festgestellt. Diese Ductus genito-intestinales stellen wohl keine Abnormität dar, sondern finden sich bei einer Reihe von Formen, so vor allem bei Trematoden, regelmäßig vor. Die histologischen Verhältnisse dieser Partien fand ich, so weit eine Untersuchung möglich war, so, wie sie v. Graff (3, S. 236) schildert.

Drüsen. Im Atrium genitale konnte ich weder Drüsenepithel noch Ausführungsgänge von Drüsen nachweisen. Hingegen ist das Epithel der Vesicula seminalis, wie schon oben (S. 549) erwähnt, nach meinen Beobachtungen ein drüsiges. Das Secret ist grobkörnig und eosinophil. Mit Ehrlichs Hämatoxylin und van Gieson färbt es sich rotviolett. In die Vagina münden allerseits kleine, dicht um sie angeordnete Drüsen (*vadr*), die auch v. Graff (3, S. 202, Taf. XLVIII, Fig. 2, *afdr*) beschreibt. Ihr Secret scheint feinkörnig zu sein und färbt sich blaßrot. Die Schalendrüsen (*dr*) des Drüsenganges zeigen die gewöhnliche Beschaffenheit.

Ergebnisse.

Von den verschiedenen Organen, welche wir im Körper der Rhynchodemiden vorfinden, zeigt einzig und allein der Copulationsapparat, und zwar speziell der männliche Teil desselben, eine größere Variation, weshalb derselbe in systematischer Beziehung eine besondere Rolle spielt. In manchen Fällen bietet der männliche Copulationsapparat eine überaus einfache Konfiguration (*Rhynchodemus ochroleucus*), in andern dagegen zeigt er nicht unbedeutende Komplikationen, so vor allem bei *Rhynchodemus henrici.* Es scheint mir nun von Interesse zu sein, zu sehen, ob sich zwischen dem Grade der Ausbildung und der geographischen Verbreitung der Arten irgend eine Beziehung ergibt. Dabei konnten nur die von Graff und mir untersuchten Species berücksichtigt werden, da mir nur von diesen Formen genügend eingehende Darstellungen des männlichen Copulationsapparates zugänglich waren. Es sind dies folgende Species: *Rhynchodemus ochroleucus* Graff, *terrestris* (Müll.), *vejdovskýi* Graff, *schmardai* Graff, *putzei* Graff, *scharffi* Graff, *henrici* n. sp. und *purpureus* n. sp., *Dolichoplana feildeni* Graff,

Platydemus grandis (Spencer), *fasciatus* (Spencer) und *Amblyplana notabilis* Graff. Beim Vergleich der männlichen Copulationsapparate dieser Formen ergibt sich ganz im allgemeinen, daß die Arten mit einfach gebautem männlichen Copulationsapparat der orientalischen und australischen, die mit höher differenziertem der paläarktischen und äthiopischen Region angehören. Der weibliche Copulationsapparat bietet keine Anhaltspunkte für eine derartige Gruppierung.

Für die oben genannten Formen ergibt sich folgende Reihenfolge nach dem Grade der Differenzierung des männlichen Copulationsapparates:

A. Orientalische und australische Region.

1) *Dolichoplana feildeni* Graff (3, S. 199, Textfig. 50), der ceylonischen und indomalaiischen Subregion angehörig, zeigt noch sehr primitive Verhältnisse. Es fehlt Penis und Bulbus, dafür ist das Atrium masculinum mit einer reichen Muscularis ausgestattet. Ähnlich verhält sich die Sache bei

2) *Rhynchodemus ochroleucus* Graff (3, S. 200). Aus meinem Schema (Taf. XXX, Fig. 7) ersieht man, daß das Atrium masculinum etwas komplizierter gestaltet ist als bei *Dolichoplana feildeni*, sowie daß die Mündung des Ductus ejaculatorius schwach vorspringt. Von einem Penis im engeren Sinne kann man aber auch hier ebensowenig wie von einem Bulbus sprechen. Diese Form findet sich in der indomalaiischen und austromalaiischen Subregion. Die ersten Andeutungen eines Penis finden sich bei

3) *Platydemus grandis* (Spencer) (v. Graff, 3, S. 204, Textfig. 54) aus der neuseeländischen Subregion. Der Penis und der Bulbus werde von der Eigenmuskulatur des Atrium masculinum gebildet. Ganz ähnliches finden wir bei

4) *Rhynchodemus vejdovskýi* Graff (3, S. 199, Textfig. 51), einer der indomalaiischen Subregion angehörigen Form. Der Bulbus penis liegt jedoch schon außerhalb der Eigenmuskulatur des Atrium masculinum.

5) *Rhynchodemus schmardai* Graff aus der indomalaiischen Subregion (vgl. vorliegende Arbeit, Taf. XXXI, Fig. 1) schließt sich an die vorige Form an. Der Penis ist noch sehr unscheinbar; sein Bulbus liegt außerhalb der Eigenmuskulatur des Atrium masculinum; diese Eigenmuskulatur ist aber nicht mehr so kräftig wie bei den vorher genannten Formen.

6) *Platydemus fasciatus* (Spencer) (v. Graff, 3, S. 205, Textfig. 55)

stammt aus der neuseeländischen Subregion, zeigt einen wohlentwickelten, jedoch von der Eigenmuskulatur des männlichen Atriums gebildeten Bulbus und einen deutlich entwickelten Penis; dasselbe finden wir bei

7) *Rhynchodemus putzei* Graff (3, S. 200, Textfig. 52), einer in Australien und Polynesien heimischen Species, bei welcher die muskulöse Wand des Atrium masculinum in Form einer Ringfalte weit vorgestreckt werden kann.

B. Paläarktische und äthiopische Region.

Die untersuchten Rhynchodemiden dieser beiden Regionen haben im Gegensatz zu den früher genannten durchweg einen wohl entwickelten Penis mit Eigenmuskulatur. Es gehören hierher:

8) *Amblyplana notabilis* Graff (3, S. 206, Textfig. 56) aus der westafrikanischen Subregion. Die Eigenmuskulatur ist hier auf den Penis beschränkt, der Bulbus aus der gemeinsamen Muskelhülle gebildet. Bei den drei folgenden Formen umschließt die Eigenmuskulatur den Ductus ejaculatorius und die Samenblase.

Bei 9) *Rhynchodemus scharffi* Graff (3, S. 202, Textfig. 53), der europäischen Subregion angehörig, überwiegt der Penis den Bulbus an Stärke, während sich bei

10) *Rhynchodemus terrestris* (Müll.) (Taf. XXXI, Fig. 9) aus der europäischen und mediterranen Subregion Penis und Bulbus im Grade der Ausbildung ungefähr das Gleichgewicht halten.

Hingegen überwiegt bei den beiden folgenden, nämlich

11) *Rhynchodemus henrici* n. sp. (Taf. XXXI, Fig. 4) aus der europäischen und

12) *Rhynchodemus purpureus* n. sp. (Taf. XXXI, Fig. 5) aus der ostafrikanischen Subregion der Bulbus den Penis an Stärke.

Graz, im September 1907.

Literaturverzeichnis.

1. L. Böhmig, Tricladenstudien. I. Tricladida maricola. Diese Zeitschr. Bd. LXXXI. 1906. Leipzig.
2. B. Busson, Über einige Landplanarien. Sitzungsber. d. math.-naturw. Klasse der k. Akad. d. Wiss. Bd. CXII. Abt. I. 1903. Wien.
3. L. v. Graff, Monographie der Turbellarien. II. Tricladida terricola. 1899. Leipzig.

4. R. HESSE, Unters. über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. II. Die Augen d. Plathelminthen, insbes. der tricladen Turbellarien. Diese Zeitschr. Bd. LXII. 1897. Leipzig.
5. I. IJIMA, Unters. über d. Bau u. d. Entwicklungsgesch. d. Süßwasser-Dendrocölen (Tricladen). Diese Zeitschr. Bd. XL. 1884. Leipzig.
6. — Über einige Tricladen Europas. Journ. Coll. of Sc. Imp. Univ. Japan. T. I. 1887. Tokio.
7. R. JANDER, Die Epithelverh. d. Tricladenpharynx. Zool. Jahrb. Abt. Anat. u. Ont. Bd. X. 1897. Jena.
8. J. v. KENNEL, Die in Deutschland gefundenen Landplanarien Rhynchodemus terrestris O. F. Müller und Geodesmus bilineatus Mecznikoff. Arb. a. d. Zool.-zoot. Inst. in Würzburg. Bd. V. 1882. Würzburg.
9. C. MELL, Die Landplanarien der madagassischen Subregion. Abh. der Senckenbergischen naturf. Gesellschaft. Bd. XXVII, Heft II. 1903. Frankfurt a. M.

Als Grundlage zur Bezeichnung der Farben der neuen Species diente:

10. P. A. SACCARDO, Chromotaxia seu nomenclator colorum. ed. II. Patavii 1894.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenerklärung:

ac, Atrium commune;
af, Atrium femininum;
ag, Atrium genitale;
am, Atrium masculinum;
bl, Blindsack der Pharyngealtasche;
ccm, Muscularis des Atrium masculinum;
D, vorderer Hauptdarm;
dam, Darmmund;
de, Ductus ejaculatorius;
de_1—de_4, Abschnitte des Ductus ejaculatorius;
$dedr_1$, $dedr_2$, Drüsen des Ductus ejaculatorius;
dem, Mündung des Ductus ejaculatorius;
dgi, Ductus genito-intestinalis;
Dl, linker hinterer Hauptdarm;
dr, Schalendrüsen;
drg, Drüsengang;
eig, Eiergang;
epd, dorsales Körperepithel;
epv, ventrales Körperepithel;
lm, Längsmuskeln;
m, äußere Mundöffnung;
m_1, innere Öffnung des Mundrohres;
mh, gemeinsame Muskelhülle;
od, Oviduct;
od', Mündungsstelle der Oviducte;
odr, *odr'*, Äste des rechten Oviducts von *Rhynchodemus schmardai*;
p, Penis;
pg, Porus genitalis;
pht, Pharyngealtasche;
rec, Receptaculum seminis (Uterus);
rm', tangential getroffene Ringmuskeln;
rmd, dorsale Ringmuskeln;
rmv, ventrale Ringmuskeln;
tp, Tunica propria;
va, Vagina;
vadr, Drüsen der Vagina;
vd, Vas deferens;
vd', Mündung der Vasa deferentia;
vdc, gemeinsames Endstück der Vasa deferentia;
ves, Vesicula seminalis;
ves', äußere Samenblase;
vesdr, Drüsen der Vesicula seminalis;
x, Nährsubstanz der Eizellen.

Tafel XXX.

Fig. 1. *Rhynchodemus henrici.* Seitenansicht des konservierten Tieres. Vergr. 3.

Fig. 2. *Rhynchodemus henrici.* Ansicht eines Stückes der Dorsalseite. Vergr. 4.

Fig. 3. *Rhynchodemus purpureus.* Ansicht der Dorsalseite. Vergr. $2^1/_2$.

Fig. 4. *Rhynchodemus purpureus.* Ansicht eines Stückes der Dorsalseite. Vergr. 5.

Fig. 5. *Rhynchodemus purpureus.* Ansicht der Ventralseite. Vergr. $2^1/_2$.

Fig. 6. *Rhynchodemus purpureus.* Stück der Ventralseite in der Mundregion. Vergr. 5.

Fig. 7. *Rhynchodemus ochroleucus.* Halbschematischer Längsschnitt durch den Copulationsapparat. Vergr. 77.

Tafel XXXI.

Fig. 1. *Rhynchodemus schmardai.* Halbschematischer Längsschnitt durch den Copulationsapparat. Vergr. 40.

Fig. 2. *Rhynchodemus schmardai.* Gruppe versprengter Eizellen. Vergr. 830.

Fig. 3. *Rhynchodemus schmardai.* Eizelle. Vergr. 900.

Fig. 4. *Rhynchodemus henrici.* Halbschematischer Längsschnitt durch den Copulationsapparat. Vergr. 40.

Fig. 5. *Rhynchodemus purpureus.* Halbschematischer Längsschnitt durch den Copulationsapparat. Vergr. 66.

Fig. 6. *Rhynchodemus purpureus.* Verkleinerung der Fig. 5, um das Verhältnis der Größe des Copulationsapparates zur Körperdicke zu zeigen. Vergr. 30.

Fig. 7. *Rhynchodemus henrici.* Halbschematischer Längsschnitt durch den Pharynx. Vergr. 18.

Fig. 8. *Rhynchodemus purpureus.* Halbschematischer Längsschnitt durch den Pharynx. Vergr. $28^1/_2$.

Fig. 9. *Rhynchodemus terrestris.* Halbschematischer Längsschnitt durch den Copulationsapparat. Vergr. 62.

Cytologische Notizen (Tricladenpharynx).

Von

Prof. **A. Korotneff**,

Direktor der zoologischen Station in Villafranca.

Mit Tafel XXXII, XXXIII und zwei Figuren im Text.

Seit einigen Jahren ist es mir während meiner Reise nach dem Baikalsee gelungen, eine große Anzahl ganz verschiedener Tricladen-Kapseln am Strande des Sees zu sammeln; die Größe dieser Kapseln wechselt von 1 bis 3 mm und gehören sie ganz gewiß zu verschiedenen Arten. Leider aber war ich nicht imstande, diese Kapseln ganz genau zu bestimmen, obschon es wahrscheinlich ist, daß die meisten von ihnen der *Planaria angarensis* und verschiedenen *Sorocelis* usw. angehören. Da es sich aber hier nur um den Pharynx handelt, so sind die histologischen Verhältnisse dieses Organs bei verschiedenen Formen so übereinstimmend, daß es keine besonderen Hindernisse dafür gibt, einen Überblick seiner Struktur im großen und ganzen zu geben. Am schwierigsten war es bis jetzt, die eigentümliche Beschaffenheit der äußeren wimpertragenden Schicht zu verstehen, da hier, wie bekannt, keine Kerne vorkommen, oder wenn diese ausnahmsweise vorhanden sind, so erscheinen sie in der Weise zerstreut, daß der epitheliale Charakter der Schicht ganz verloren geht. Die Literatur darüber ist ziemlich umfangreich und bezieht sich nicht nur auf Tricladen und Polycladen, sondern auch auf Trematoden und Cestoden, obwohl es sich um verschiedene Bildungen handelt, da einerseits nur der Pharynx der Planarien, anderseits die ganze Oberfläche der eben erwähnten Würmer in Betracht zu ziehen sind. Die Untersuchungen von Blochmann, Brandes, Germanos, Woodworth und hauptsächlich Jander scheinen in dem übereinzustimmen, daß es epitheliale Zellen der äußeren Bedeckung des Pharynx sind, welche sich in der Weise verhalten, daß sie unter Zurücklassung eines Teiles ihres Leibes, der eine bedeckende Platte an der Oberfläche bildet, sich mit dem Kern in die Tiefe der

Gewebe, als Drüsen, versenken können. Diese Tatsache schien mir schon a priori ganz unbegreiflich, da es erstens an mehreren Stellen der Pharynxoberfläche gar keine Drüsen gibt, dem ungeachtet die Epithelzellenplatte aber kernlos bleibt, und zweitens schien es mir kaum möglich zu sein, daß alle Epithelzellen gänzlich, ohne Zurücklassung eines Restes, sich in Drüsen verwandeln! Wäre es aber möglich?

Da ich die angegebenen Verhältnisse in einem ganz andern Lichte betrachte, so muß ich von Anfang an sagen, daß es sich nicht um eine Epithelschicht (Ectoderm) handelt, und der Ausdruck von R. Jander[1] »Epithelverhältnisse des Tricladenpharynx« entspricht den ontogenetischen Erscheinungen nicht; der ganze Pharynx ist nach meiner Meinung **ausschließlich eine Mesodermbildung.**

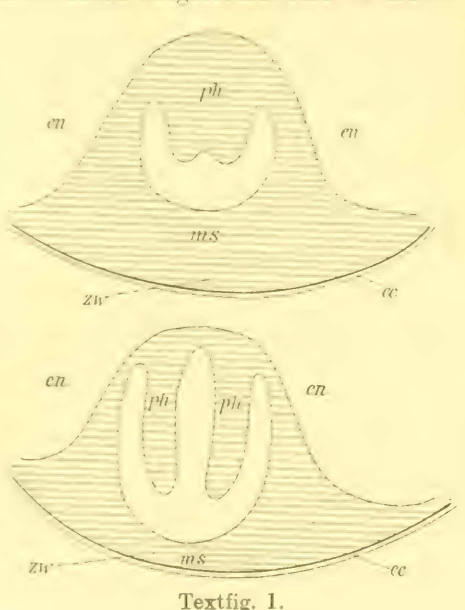
Viel früher als der Planarienembryo aus dem Kokon ausgeschlüpft und wo seine Bauchfläche ganz glatt, ohne Einstülpung ist und weder die Anlage einer Mund-, noch einer Geschlechtsöffnung zeigt, wird schon ein Pharynx angelegt. Nach den Beobachtungen von Hallez, Iijima und Mattiesen[2] ist es schon längst bekannt, daß zuerst ein embryonaler Pharynx entsteht, der ohne Rest zugrunde geht, und daß später sich ein definitives Pharyngealrohr bildet. Mattiesen hat die Sache ganz ausführlich beschrieben und gezeigt, daß neben dem Embryonalpharynx eine kleine spaltförmige Höhle entsteht, die sich inmitten einer starken Anhäufung von Mesenchymzellen befindet. Trotzdem sagt Mattiesen: »bin ich auf Grund folgender Tatsachen zu der Überzeugung gekommen, daß für das gesamte Epithel der Pharyngealhöhle und des Pharynx ectodermaler, für die späteren Muskelschichten des letzteren mesodermaler Ursprung angenommen werden darf«. Aber erstens dringen ectodermale Elemente in keiner Weise ins Innere der Pharynxhöhle hinein, und zweitens unterliegt es keinem Zweifel, wie wir es weiter sehen werden, daß die sogenannten Epithelien in einer innigsten ontogenetischen Verbindung mit Muskelfibrillen stehen, und deswegen nicht als Ectodermelemente aufgefaßt sein können, sie sehen eher wie Epithelmuskelzellen aus; das wäre aber für einen Cölomatentypus kaum möglich. Bei einem *Sorocelis* entsteht der definitive Pharynx in einer Art, die den Angaben von den früheren Forschern sehr ähnlich erscheint; kurz gesagt, verläuft der Prozeß so: die Hauptmasse des sich im Kokon befindenden Embryos besteht aus

[1] Richard Jander, Die Epithelverhältnisse des Tricladenpharynx. Zool. Jahrb. X. Abt. f. Morph.

[2] E. Mattiesen, Ein Beitrag zur Embryologie der Süßwasserdendrocölen. Diese Zeitschr. Bd. LXXVII. 1904.

Entoderm (Fig. 1 *en*), das schon aus zwei Hälften (rechte und linke) gebildet ist und örtlich von einem provisorischen Mesoderm und Ectoderm umgeben wird; das Mesoderm ist mehrschichtig und kann nur vielleicht als eine indifferente »prospektive Potenz« (nach DRIESCH) verstanden sein. An der Bauchfläche bildet das indifferente Mesoderm eine Anhäufung, einen Knopf, der sich aus specifischen Zellelementen ansammelt und in das Entoderm hineinragt.

Im Centrum des Knopfes kommt ein Lumen vor, dessen Wände selbstverständlich nur von Mesodermzellen ausgekleidet sind; in diesem entsteht bald eine Erhebung, ein Cumulus, mit einer Vertiefung am apicalen Pole (Textfig. 1). Nachdem vergrößert sich diese Vertiefung, bekommt eine konische Form und verbindet sich, aber nur etwas später, mit dem Entodermmagen, — so entsteht der Pharynx; sein Querschnitt zeigt, daß er ein starkes Muskelsystem besitzt und nur seitlich (Fig. 5 *dr*) ganz eigentümlich entwickelte Drüsen enthält. Die Zellenschicht, welche den Pharynx von der Bauchfläche trennt, ist kräftig, wird aber mit der Zeit dünner, was auf Kosten des Mesoderms geschieht; bald schwindet die Zellenschicht gänzlich und besteht nur aus Ectoderm (Fig. 7 u. 8). An diesen beiden Figuren treffen wir den künftigen Mund mit einem konischen Zapfen oder mit einer Membran geschlossen. Nach dem Zerreißen dieser Mundmembran wird die ganze Pharynxoberfläche von einer Wimperschicht bedeckt, um anfangs ein ziemlich normal gebautes Epithel darzustellen. Weiter aber treffen wir schon einen bedeutenden Unterschied: erstens entbehren seine Zellen eines Kernes, oder wenn ein solcher vorkommt, ist er sehr selten; zweitens, von jedem Zellgebiete aus geht in die Tiefe, die Muskelschichten durch setzend, eine große Anzahl verschiedener Fortsätze [1], deren einer sowohl durch



Textfig. 1.
ph, Pharynx; *zw*, Zwischenwand. *ec*, *em*, *en*, *ms*, s. S. 566.

[1] JANDER, l. c. Taf. XIII, Fig. 8—13.

seine größere Länge, als auch durch seine Gestalt sich besonders ausgezeichnet; in diesem liegt ein Kern. Die übrigen Fortsätze bleiben gewöhnlich viel kürzer als der den Kern enthaltende, besitzen aber kleine, knopf- oder birnförmige Anschwellungen. Es ist noch zu erwähnen, daß nach JANDER die Oberfläche der Zellplatte von vielen ring- oder fleckenartigen Verdickungen bedeckt ist, die den Fortsätzen aufsitzen. Was die physiologische Bedeutung der Fortsätze betrifft, so soll gerade der Kernfortsatz nach JANDER eine secretorische Tätigkeit haben, obschon dem Autor selbst schwere Bedenken gegen eine solche Auffassung erweckt wurden. Hinsichtlich der Bedeutung der kernlosen Fortsätze beschränkt sich JANDER nur auf Vermutungen: entweder besitzen die Zellplatten eigne Ausläufer, die in die tiefen Gewebsschichten eindringen und im Parenchym des Organs wurzeln, oder es sind Gewebselemente, die aus der Tiefe heraus an die Zellplatte vordringen. CHICHKOW[1] meint, daß die erwähnten Ringe oder Flecken der Zellplatten Schleimdrüsenporen sind, obschon JANDER behauptet, daß es ihm nicht gelang, bei *Dendrocoelum lacteum* Schleimdrüsenmündungen in den zwei basalen Dritteln der äußeren Oberfläche durch die Färbung mit Hämatoxylin nachzuweisen. Ich möchte hier nur ganz flüchtig erwähnen, daß es wirkliche Drüsen sind, deren Beschaffenheit als solche sich am besten in dem Falle offenbart, wenn die Drüse verstopft bleibt (Fig. 31, 36, 37) und sich sehr prägnant mit Hämatoxylin, Magentarot und Fuchsin färbt.

Untersucht man die Zellplatten eines ausgebildeten Pharynxquerschnittes, so erkennt man die Grenzen der Epithelien nur nach einer Bearbeitung mit Silber, sonst nicht; in dieser Weise sind es stets plasmatische Bildungen (Fig. 9 *a* und Fig. 9 *b zpt*), an welchen demungeachtet einige Differenzierungen zu unterscheiden sind: die Oberfläche, die von Wimpern bekleidet ist, trägt keine Cuticula, sondern ein Plasmastratum, in dem wir oft drei Schichten sehen können (Fig. 10): eine dunkle, eine helle und eine körnige; die letztere bildet einen Unterbau von Bogen, der eine unmittelbare Verlängerung der Zellplatten selbst ist. Der erwähnte Unterbau besteht aus Füßchen, die tief ins Innere der Gewebe hineindringen und ihrerseits körnige Beschaffenheit besitzen. Die eigentliche Basalmembran, die nach JANDER der bogigen Unterfläche der Zellplatte sich anschmiegt, ist als ein Kunstprodukt aufzufassen; die Basalmembran existiert wohl, befindet sich aber, wie wir bald sehen werden, bedeutend tiefer.

[1] CHICHKOW, Recherches sur les Dendrocoeles d'eau douce (Triclades). Arch. Biol. Vol. XII. 1892.

An gut erhaltenen Schnitten (Fig. 9*a*) sieht man auch zuweilen gut entwickelte Drüsen, die sich, wie gesagt, nur an den Längsseiten des Pharynx befinden (Fig. 5) und Poren an der Oberfläche besitzen, welche zwischen den Flimmern liegen. Die erwähnten Drüsen bei *Planaria angarensis* sind kolbenförmig und ragen tief ins Innere der Gewebe, indem sie die Längs- und Ringmuskeln durchsetzen. Zu gleicher Zeit kann die Art der Drüsen (bei *Sorocelis*) verschieden sein, wie es an der Fig. 9*b* zu sehen ist: es kommen nämlich komplizierte, vielkernige Bildungen vor, die schlauchartig noch weiter in die Tiefe hineindringen und richtige Schleimdrüsengänge mit etwas aufgetriebenen Mündungen bilden.

Ich möchte dabei noch erwähnen, daß Jander recht hat, wenn er sagt, daß die gesamte Oberfläche von einer bindegewebigen Scheide umgeben ist, die zwischen die Drüsen und die Muskeln sich hineinlagert.

Wie gesagt, am rätselhaftesten erscheinen die kernlosen Plasmafortsätze, die bogenartig sich ins Innere hineinbegeben und sich zwischen den Längsmuskeln verteilen (Fig. 9, 10, 12—16 usw.). Diese Längsmuskeln sind nach dem Orte ihres Vorkommens etwas verschieden gebaut: entweder befinden sie sich ganz einzeln und regelmäßig unter der Zellplatte verteilt (Fig. 10), oder sie sind gruppenartig vereinigt (Fig. 9). Dabei sind die Zellfortsätze zwischen die Längsmuskeln hineingeflochten in der Weise, daß sie von ihnen, wie wir weiter sehen werden, wie umsponnen erscheinen (Fig. 38); ich möchte sogleich sagen, daß die Längsmuskeln mit den Zellfortsätzen etwas Gemeinschaftliches bilden. Sonderbar bleibt der Gegenstand dadurch, daß die Längsmuskeln absolut kernlos sind, was bei allen andern Muskeln (wären es Quer- oder Radialmuskeln) nie der Fall ist. Jander läßt diesen Punkt unerwähnt: daß Kerne der Epithelzellen in die Tiefe sinken ist aprioristisch noch zu verstehen, aber für die Längsmuskeln muß gewiß ein besonderer Prozeß Geltung haben. Um diesen Gegenstand zu erklären, bleibt der eine Weg übrig: ontogenetisch die Bildung des Pharynx ans Licht zu bringen.

An einem bestimmten Moment der Entwicklung, wenn der Pharynx noch geschlossen ist (noch keine Mundöffnung besitzt) und, wie gesagt, im großen und ganzen eine mesodermatisch-muskulöse Bildung darstellt, ist seine Oberfläche von großen und saftigen, epithelartigen Zellen bekleidet (Fig. 11), die den Epithelmuskelzellen der Cölenteraten so ähnlich erscheinen, daß sie nicht zu unterscheiden sind. Die erwähnten Zellen haben große, scharf umrissene Kerne, sind buckelartig aufgetrieben

und bilden plasmatische Fortsätze, die an Querschnitten mit besonderen, scharf umschriebenen Fibrillen zusammenhängen; unter den Fibrillen, die als Längsmuskeln erscheinen, ist eine Plasmaschicht (*pl*) zu sehen, deren Umfang in einem direkten Verhältnis zur Dicke der oben erwähnten Fortsätze steht; es ist also eine gemeinsame Bildung, die aus einer einzigen Zellschicht besteht, die, wie gesagt, in ihrer Tiefe Längsmuskelfibrillen enthält und direkt einer Basalmembran aufliegt. Die Basalmembran scheidet die äußere Zellschicht (Myoblasten) von der inneren Kernschicht, in welcher verschiedene Systeme von Muskeln aber etwas später angelagert werden.

Die Entstehung verschiedener Teile des Pharynx (Fig. 5) ist etwas verschieden, je nachdem sie drüsenhaltig oder drüsenfrei sind, was ontogenetisch einen gewissen Unterschied bildet. In drüsenfreien Regionen geht der Prozeß in folgender Weise vor sich. Die obere Schicht der Myoblasten, die sogenannte »Zellplatte«, wird bedeutend dichter, bekommt eine festere Beschaffenheit, ihre Kerne teilen sich energisch, ohne Mitose, und erscheinen klumpenartig zusammengepackt (Fig. 12 *mr*); der Klumpen löst sich und sinkt in die Basalmembran hinein, um jenseits der letzteren einen Haufen zu bilden (Fig. 13). Jenes Protoplasma, das die Kerne umgibt, ist ganz unbedeutend. Es kann auch vorkommen, daß es nur einzelne Kerne sind, die aus der Zellplatte herauswandern und einer nach dem andern die Basalmembran passieren (Fig. 16). Die Fig. 14 und 15 beweisen, daß die weitere Teilung der Kerne immer noch rege vor sich geht, und daß die Kernkörperchen einen energischen Zerfall erleiden. Die Kerne, die sich unter der Basalmembran befinden, haben ein verschiedenes Aussehen: die früher anwesenden sind hell und bedeutend größer (Fig. 14, 15 und 16 *msk*), es sind Mesenchymelemente, die sich zu Bindegewebe entwickeln; die später hineingedrungenen erscheinen bedeutend kleiner, dunkler, färben sich intensiver und bilden Mesodermmuskelelemente, die aus radialen Muskelfibrillen entstehen. Dabei dringen diese Elemente etwas tiefer ins Innere ein (Fig. 17), die Zellen ziehen sich aus und entwickeln Muskelfibrillen (Fig. 18 und 21), die untereinander zusammenhängen und eine birnförmige Gestalt bekommen. Etwas später ziehen sich diese Muskelfibrillen immer mehr und mehr aus und entwickeln ein ganzes System von radialen Muskeln (Fig. 25), die mit den Mesenchymzellen alternieren.

Die untersuchten Kerne lassen noch einen andern Ursprung erkennen: einige von ihnen, aber ganz vereinzelt, ziehen sich horizontal aus und legen sich der Außenfläche der Basalmembran an; so entstehen

Quer- oder Ringmuskeln (Fig. 15 *qm*). Dann bekommen einige Kerne eine ganz andre Richtung: nämlich die, welche durch die Basalmembran nicht durchgedrungen sind, bleiben diesseits derselben, zwischen den Fortsätzen der Zellplatten hineingeschoben; solche Zellen, oder eher Kerne, verlieren bald jede Bedeutung und sind als abortive Kerne (Fig. 15, 19, 20 und 23 *ab.k*) zu betrachten, indem sie einer regressiven Metamorphose anheim fallen: sie werden blaß, färben sich schlecht und lösen sich, wie gesagt, gänzlich auf. Es kommt auch vor, daß die Kerne der Zellplatte grobkörnig werden (Fig. 25 *rg.k*), sich wie in ein Lumen einschließen und bald zugrunde gehen. Jedenfalls ist das Schicksal der Kerne sehr verschieden; am eigentümlichsten ist der Vorgang ihrer Expulsion. Die Fig. 20, 22 und 24 zeigen ganz entschieden, daß die Kerne ein gewöhnliches Aussehen behalten, sich aber der Oberfläche nähern und entweder buckelartig (Fig. 20), oder mit einer Spitze (Fig. 22) herausgetrieben werden, was zwischen den auseinander geschobenen Wimpern geschieht (Fig. 24). Jetzt erscheinen also die rätselhaften Fortsätze der Zellplatten von JANDER vollständig erklärt: es sind nämlich Verbindungen der Myoblasten mit den Muskelfibrillen, und ihre Zerlegung in einzelne Teile (Zellen, Pseudopodien und Fibrillen) wäre ganz willkürlich.

Zu dieser Zeit geben sich die Fortsätze noch mehr als besondere bogenartige Bildungen kund, wobei sie aber ihren Zusammenhang mit den Muskelfibrillen beibehalten.

Die lateralen Teile des Pharynx, wo die Drüsen sich entwickeln, entstehen anders, als BRANDES, BLOCHMANN und JANDER es behaupten, da die Art und Weise, wie die Kerne der Zellen sich verhalten, sehr eigentümlich ist. Die Myoblasten (Fig. 27, 30) besitzen, wie vorher auch, Kerne, von welchen sich Abkömmlinge entwickeln: es sind elliptische, sehr ausgezogene chromatinreiche Elemente, an denen eine Plasmaschicht zu sehen ist (*em.dr*). Diese großen und saftigen Zellen, die schon auf dem Wege einer weiteren Teilung sind, dringen durch die Basalmembran, wie wir es im früheren Falle gefunden haben.

Die Teilung der Kerne geschieht direkt, ohne Mitose, obschon eine Neigung zu dieser doch vorhanden ist; es wird nicht eine Spindel ausgebildet, sondern es handelt sich eher um Chromatinbündel (Fig. 28, 29). Der mondförmige Myoblastenkern (Fig. 28 *md.k*) beweist genügend, daß der neu entstandene und ausgezogene Kern mit diesem vorher in Zusammenhang gewesen ist. Jede in die Tiefe der Gewebe hineingesunkene Zelle teilt sich rasch, ohne die Verbindung mit den früheren Myoblastzellen zu verlieren, und in dieser ganz primitiven Weise

entsteht ein Schlauch, eine komplizierte Drüse, die als eine Anhäufung von Zellen mit einem Ausführungsgang zu betrachten ist (Fig. 9 *b*; Fig. 31 *dr*)[1]. Die Zellplatte scheint hier von den Fortsätzen ziemlich abgesondert zu sein; ihre Kerne sind nach außen knospenartig aufgetrieben und wie mit Hülsen bedeckt, was ihnen ein knopfartiges Aussehen verleiht. Der Zusammenhang der Kerne der Zellplatte mit der inneren Drüse ist an der Fig. 33 *a* und *b* zu sehen; da sitzt der Kern einmal auf der Zellplatte, ein andres Mal bleibt er mit ihr durch einen Plasmastrang verbunden. Die Fig. 34 und 35 beweisen, daß die Kerne nicht nur ganz locker mit der Oberfläche verbunden, sondern sogar ausgestoßen werden (*ab.k*) und frei in der Pharynxscheide liegen bleiben, da die Mundhöhle noch geschlossen ist und verschiedene Überreste im Schleim enthält.

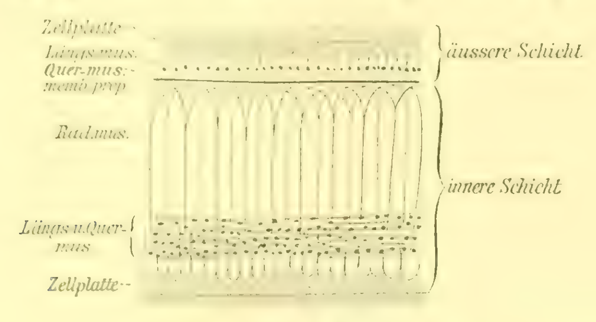
Der Drüsencharakter der erwähnten Bildung kommt am besten in der Fig. 36 und 37 zum Vorschein; der Prozeß geht in folgender Weise vor sich: der Kern der Zellplatte wird, wie schon gesagt, ausgestoßen, bleibt aber an der Oberfälche befestigt, gerade an dem Punkte, wo die schon entwickelte Drüse mit dem entstandenen Ausführungsgang sich öffnet (Fig. 32). In dieser Weise verstopft der angeheftete Kern die Drüse, und die letztere kann nicht mehr funktionieren: ihr Lumen bleibt vom Schleim erfüllt, der nicht mehr abgesondert wird. Der Schleim der Drüse färbt sich mit Fuchsin ganz intensiv rot und wird endlich mit dem Kern als Schleimpfropfen ausgestoßen. Ein solcher Pfropf bleibt gewöhnlich dem Kern angeklebt und bildet ein Postament, das wie eine Feder herausschießt (Fig. 36, 37). Manchmal kann der ausgestoßene Kern auch einen Schleimpfropf behalten (Fig. 32 *ab.k*). Die trichterförmigen Ausmündungen der Drüsen erweitern sich besonders nach dem Ausstoßen des Schleimes.

Die Expulsion der Kerne der Zellplatte kann in verschiedener Weise geschehen: so können wir an demselben Pharynx an der Oberfläche hervorragende, knopfartige Kerne (Fig. 39) treffen, oder nur solche, die bloß Hülsen besitzen und keine Kerne mehr haben, da diese schon ausgefallen und zugrunde gegangen sind. Es kann auch vorkommen, daß die leere Hülse dem Postament angeheftet bleibt (Fig. 40 *schpr*).

Das Gefüge des Pharynx behält fast dieselbe Anordnung, wie wir es für seine äußere Oberfläche gesehen haben: es sind dieselben Zell-

[1] Einige von den abgetrennten Zellen bilden auch, wie vorher, radiale Muskelfibrillen.

platten, die das Innere bekleiden und eine unbedeutende Anzahl von Zellkernen besitzen. Die Zellplatten tragen Wimpern, die aber nur gürtelartig (bei *Sorocelis*) das Innere des Lumens auskleiden, die der äußeren Mündung und auch dem Magen des Tieres näher liegende Oberfläche bleibt von Wimpern unbedeckt. Die Zellplattenschicht bildet hier einen Unterbau von Bogen, der aber, wie wir weiter sehen werden, eine etwas andre Beschaffenheit besitzt (Fig. 42). Ich habe schon erwähnt, daß JANDER die am Pharynx vorkommende Basalmembran ganz falsch deutet; sie ist nur, wie gesagt, eine künstlich hervorgerufene Verdichtung der Zellplatte, und deswegen kommt es nach diesem Gelehrten vor, daß am Pharynx zwei Basalmembranen mit zwei Zellplatten erscheinen; ich behaupte, daß es jedenfalls nur



Textfig. 2.

eine Basalmembran gibt, die in der Dicke der Pharynxwand zwei Schichten voneinander trennt: 1) eine dünne, äußere Schicht, die aus einer Zellplatte und aus Längs- und Quermuskeln besteht, und 2) eine starke innere Schicht, die aus Radial- und einer Mischung von Längs- und Quermuskeln gebildet ist. Endlich kommt die innere Zellplatte vor, deren Fortsätze oder Füßchen eine plasmatische Beschaffenheit haben und weit in die Tiefe der Muskelschicht hineindringen. Das Lumen des Pharynx ist im embryonalen Stadium unbedeutend und wird von großen saftigen und sehr tätigen (Fig. 3, 6) Zellen eingenommen. Fast jeder Kern besitzt mehrere Kernkörperchen, die in Teilung begriffen sind, und der Zellkörper ist sogar nicht imstande dem Kern zu folgen und besitzt mehrere von diesen; ontogenetisch sind es lauter Myoblasten, die eine Neigung, sich centrifugal zu verbreiten, besitzen. Diesem Prozeß folgend, vergrößert sich das Lumen des Pharynx, und seine Zellen metamorphosieren sich in folgender Weise: ihre Fortsätze — oder Pseudopodien — sind von Quermuskeln, mit denen sie ontogenetisch verbunden, filzartig durchflochten (Fig. 38). Zu gleicher Zeit behalten

einige Kerne dieser Zellen ihr normales Aussehen, während andre, nächstliegende, bald ihr gewöhnliches Aussehen verlieren, blaß werden und endlich zugrunde gehen. Mit dem Verschwinden der Kerne der inneren Schicht des Pharynx kommt auch die Teilung und das Hineindringen der Zellen vor. Die Fig. 41, wo die Muskulatur nicht hineingezeichnet ist, zeigt uns, daß die äußeren Zellen mit den inneren zusammenhängen, und daß diese letzteren in einer stetigen Teilung begriffen sind. An derselben Figur finden wir auch, daß die erwähnten äußeren Zellen keine Kerne mehr besitzen; ihre Elimination fällt mit der Tatsache zusammen, daß das Lumen des Pharynx Kerne, Hülsen und Plasmaüberreste (Fig. 4 *ab.z*) beherbergt; an derselben Figur sieht man, daß die Zahl der Kerne an der Zellplatte ganz bedeutend vermindert ist. Ein bedeutend weiter entwickeltes Stadium ist in der Fig. 42 abgebildet. Die Zellplatte hat hier nur einen einzigen Kern, die mächtige Muskelschicht ist von Plasmafäden durchsetzt und steht im Zusammenhange mit derselben, gleichgültig, ob es Längs- oder Quermuskelfibrillen sind; unter diesen kommen ausgezogene Zellen vor, die jedenfalls als Drüsen funktionieren können.

Jede biologische, vereinzelt dastehende Erscheinung, die scheinbar durch keine Analogien in ontogenetischem Sinne gestützt werden kann, muß natürlich in ihrer Richtigkeit angezweifelt werden. Von diesem Gesichtspunkte muß man auch den Prozeß der Eliminierung der Kerne im Pharynx der Tricladen betrachten; deswegen muß man sich unwillkürlich fragen, ob vielleicht ähnliche Tatsachen anderswo vorkommen? Eigentlich existieren bereits einige Erscheinungen, welche zu den beschriebenen Prozessen Beziehungen zu haben scheinen. Obwohl sie von mancher Seite noch Zweifel erregen, scheinen sie doch die von uns gegebenen Erklärungen gewissermaßen zu stützen. Es handelt sich, wie in unserm Falle auch, um mesoblastische Elemente, nämlich um Veränderungen der roten Blutkörperchen. Rindfleisch (1880) scheint der erste gewesen zu sein, der behauptete, daß das rote Blutkörperchen durch Expulsion des Kernes zum kernlosen Erythrocyten sich verwandle. Ähnliches wurde von Petrone (1898), van der Stricht (1892), Sacharow (1895), Maximow (1899), Howel (1890), Pappenheim (1895) und mehreren andern ausgesprochen; dabei glaubte Pappenheim, daß nach dem Kernaustritt die roten Blutkörperchen als Degenerationsformen anzusehen und dem Untergange geweiht sind. Dagegen behauptet Weidenreich in den Ergebnissen der Anatomie und Entwicklungsgeschichte (1904) ganz positiv den Austritt der Kerne und

bemerkt, daß im Säugerblute hierbei keine Spur von sonstigen destruktiven Prozessen und von irgendwelchen degenerativen Veränderung am Zellleib zu sehen ist. Deswegen ist der Kernaustritt nach ihm ein durchaus normaler Prozeß, durch den das kernhaltige rote Blutkörperchen zum kernlosen wird. Dabei gibt noch WEIDENREICH zu, daß der expulsierte Kern keine protoplasmatische Umhüllung besitzt und ganz blaß und homogen bleibt, was für die Pharynxkerne der Tricladen auch als genügend charakteristisch erscheint. Das Heraustreten der Kerne muß im Prinzip eher als eine Resorption derselben betrachtet werden; ob der Kern tätig ist oder nicht, ist im Haushalte des Organismus viel wichtiger als die Tatsache einer Eliminierung, welche ganz zufällig vorkommen und nur eine örtliche Bedeutung haben kann; gibt es ein Lumen, in welchem die Kerne herausfallen können, wie wir es im Pharynx gesehen haben, so findet es statt, wenn es sich aber um feste Gewebe handelt, so können die Kerne genötigt sein, in situ zu bleiben. Bei den roten Blutkörperchen ist eine lokale Möglichkeit zum Heraustreten in das Blutserum gewiß am besten gegeben.

In dieselbe Kategorie der Erscheinungen kann vielleicht die Art und Weise des Verhaltens des Lungenepithels gehören; die Ähnlichkeit dieser Bildung mit dem, was wir im Pharynx der Tricladen gesehen haben, ist so bedeutend, daß ich diese Tatsachen erwähnen möchte: schon ELENZ (1864) hat gezeigt, daß das Alveolarepithel aus zweierlei Zellen besteht: aus kleinen, kernhaltigen, die stets gruppenweise in den Capillarmaschen liegen, und aus größeren kernlosen, abgeplatteten, welche die Inseln der kleineren Zellen verbinden. Endlich, für die Säugetiere, behauptet KÖLLIKER, daß das respiratorische Epithel der Lunge ein einfaches Pflasterepithel ist, in welchem kleine protoplasmatische kernhaltige Zellen eingestreut zwischen großen, hellen, kernlosen Platten liegen, welche häufig noch durch kürzere oder längere von der Grenze hereinziehende Linien leicht zerteilt erscheinen. Man muß annehmen, daß die kernhaltigen Zellen sich zunächst in die kleinen kernlosen Plättchen umwandeln, und daß diese dann zu größeren Platten verschmelzen (F. SCHULZE, KOSSEL, SCHIEFFERDECKER). Es fragt sich gewiß, ob solches nicht die erwähnten »Zellplatten« der Tricladen sind; zugleich ist der Unterschied, ob die Kerne der kernlosen alveolaren Platten eliminiert werden oder einfach zugrunde gehen, ganz und gar unbedeutend; es handelt sich jedenfalls um dieselben Erscheinungen.

Nach dem Gesagten können wir annehmen, daß der Kern tätig bleibt solange die Zelle ihren embryonalen Charakter besitzt und solange ihr Protoplasma nicht vollständig durch specifische Bildungen

seine mesodermatische Natur verändert; die gegenseitigen Verhältnisse zwischen Kern und Protoplasma müssen von Anfang an eine Bedeutung bei der Ernährung oder bei den endosmotischen Prozessen haben, aber wenn es sich um Fibrillen handelt, gleichgültig, ob es Muskel- oder Bindegewebsfibrillen sind, so werden die physiologischen Verhältnisse in einer specifisch differenzierten Zelle einen ganz andern Sinn haben, da der Kern gewiß kaum etwas mit der Fibrillenbildung zu tun hat; der Kern geht verloren, wenn das Protoplasma ausschließlich einen plastischen Charakter bekommt und keine eigne Tätigkeit erkennen läßt.

Villafranca, im November 1907.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenbezeichnung:

abk, abortive Kerne;
abz, abortive Zellen;
bm, Basalmembran;
ec, Ectoderm;
em, embryonale Drüsen;
en, Entoderm;
h, Hülse;
lmf, Längsmuskelfibrille;
m.bl, Myoblast;
mk, Muskelkerne;
m.md, Mundmembran;
ms, Mesoderm;
msh, Mesenchym;
ph, Pharynx;
qm, Quermuskeln;
rg.k, regressive Kerne;
r.m, radiale Muskeln;
Sch.pr, Schleimpfropfen;
W, Wimpern;
Z.h, Zellhülse;
Zpl, Zellplatte.

Alle hier angegebenen Figuren beziehen sich auf Tricladenembryonen, welche leider nicht näher bestimmt werden können.

Tafel XXXII.

Fig. 1. Der Tricladenpharynx gehört im großen und ganzen dem Mesoderm und ist vom Ectoderm vollständig abgetrennt. Vergr. 120.

Fig. 2. Der Pharynx hat seinen definitiven Charakter schon erhalten und erscheint vom übrigen Mesoderm schon abgetrennt. Vergr. 150.

Fig. 3. Das Lumen des Pharynx ist von Myoblasten noch eingenommen, und seine Zellen äußern eine Neigung zu einer radialen Verteilung. Vergr. 400.

Fig. 4. Das Lumen des Pharynx ist bedeutend groß; seine inneren Zellen sind zum Teil verschwunden und bekommen einen abortiven Charakter. Vergr. 400.

Fig. 5. Der Pharynx ist bedeutend entwickelt, besitzt radiale Muskeln, hat Drüsen und wenige Kerne am Rande. Vergr. 250.

Fig. 6. In den inneren Zellen des Lumens im Pharynx proliferieren viele Kerne. Vergr. 800.

Fig. 7 und 8. Die Mundöffnung ist durch eine Membran geschlossen, die erst später, nach der vollständigen Entwicklung des Pharynx, auseinander reißt. Vergr. 350.

Fig. 9*a*. Der Pharynx besitzt einzellige Drüsen, die sich durch die Zellplatte hinziehen. Vergr. 1100.

Fig. 9*b*. Der Pharynx besitzt komplizierte (mehrzellige) Drüsen, die einen starken Ausführungsgang an der Oberfläche und trichterförmige Erweiterung haben. Vergr. 1100.

Fig. 10. Da die Muskelfibrillen der Zellplatte von den Plasmafortsätzen durchdrungen sind, so können sie auch zwischen den Fibrillen passieren. Vergr. 1400.

Fig. 11. Die Oberfläche des embryonalen Pharynx ist von großen und saftigen Myoblasten überzogen, die in einer direkten ontogenetischen Beziehung zu Muskelfibrillen stehen und als Endothel anzusehen sind. Vergr. 1250.

Fig. 12, 13, 14, 15, 16 und 17. Direkte Teilung (Knospung) der Myoblasten, die in einer großen Anzahl vorkommen und nachher unter die Basalmembran sinken und zur Entstehung der radialen Muskeln dienen. Vergr. 1100.

Tafel XXXIII.

Fig. 18, 19, 20, 21, 22, 23 und 24. Die Kerne der Zellplatte, die, anstatt ins Innere der Pharynxwand hineinzutreten, blaß werden, sind einer regressiven Metamorphose unterworfen und bleiben entweder zwischen den Myoblasten liegen, oder werden einfach nach außen ausgeworfen. Vergr. 1100.

Fig. 25 und 26. Die Zellplatte besitzt sehr wenige Kerne; die abortiven Kerne sind zugrunde gegangen. Die Muskelkerne sind mit radialen Muskelfibrillen verbunden. Vergr. 1100.

Fig. 27. Die Myoblasten werden später durch Teilung in besondere Drüsen verändert. Vergr. 1100.

Fig. 28 und 29. Einige abgetrennte Kerne der Myoblasten sehen wie in Mitose begriffen aus. Vergr. 1100.

Fig. 30. Der Kern eines der zwei Myoblasten ist in der Teilung begriffen, um weiter eine Drüse auszubilden. Vergr. 1100.

Fig. 31. Die Kerne ragen ganz besonders hervor und sind von Zellhülsen umzogen. Die ins Innere versunkenen Kerne haben sich in Drüsen und Radialmuskeln verwandelt. Vergr. 1200.

Fig. 32. Die Kerne der Zellplatte liegen schon ganz äußerlich, sind aber mit den Drüsen noch verbunden. Vergr. 1200.

Fig. 33*a* und *b*. Verschiedene Verhältnisse zwischen den nach außen getretenen Kernen und Drüsen. Vergr. 1000.

Fig. 34 und 35. Die Drüsen haben Schleim entwickelt und stoßen die Kerne der Zellplatten aus; diese Kerne liegen entweder ganz frei, oder auf besonderen Schleimpfropfen angeheftet.

Fig. 36 und 37. Die Kerne der Zellplatten liegen entweder ganz frei oder befinden sich in Zellhülsen. Innerlich sind Drüsen, Radialmuskeln und Mesenchymzellen entstanden. Vergr. 1000.

Über den Bau von Amphilina liguloidea Diesing.

Von

C. v. Janicki.

Mit Tafel XXXIV, XXXV und acht Figuren im Text.

In seinem »Systema Helminthum« (1850) registriert DIESING unter dem Namen »*Monostomum liguloideum* einen Wurm aus der Leibeshöhle von *Vastres Cuvieri* (= *Arapaima gigas*), zu Borba, Brasilien, von NATTERER gesammelt. Die kurze Diagnose wird in die »Neunzehn Arten von Trematoden« (1855) aufgenommen und daselbst durch fünf gute Abbildungen, welche den Habitus des Tieres und die Anordnung der Geschlechtsorgane illustrieren, erläutert. Der Hauptsatz der Diagnose lautet: »Corpus longissimum planum ligulaeforme, utrinque rotundatum. Os terminale, limbo prominulo circulari. Longit. 3—$4^1/_2''$; latit. 3'''.«

FR. SAV. MONTICELLI erkannte in seinen »Appunti sui Cestodaria« (1892) als erster die wahre Natur des brasilianischen Wurmes und reihte denselben in das Genus *Amphilina* ein. Wir verdanken MONTICELLI, dem nur ein einziges, nicht genügend erhaltenes Originalexemplar DIESINGS zur Verfügung stand, eine Darstellung der Anordnung des Geschlechtsapparates, welche Verhältnisse, dank der Transparenz des Körpers, in der Hauptsache sich schon bei der Betrachtung des Wurmes in toto eruieren lassen. Die Beschreibung MONTICELLIS ist von einer Abbildung begleitet, welche über die Topographie der Geschlechtsorgane Aufklärung erteilt.

Im Frühjahr 1906 erhielt die Zoologische Anstalt der Universität Basel von Herrn Prof. E. GOELDI, Museu Goeldi, Parà, Brasilien, vier in Formol konservierte Helminthen aus der Leibeshöhle von *Arapaima gigas*, welche alsbald als die DIESINGsche *Amphilina liguloidea* erkannt wurden. Das wertvolle Material ist mir vom Direktor der Zoologischen Anstalt in Basel, Herrn Prof. FR. ZSCHOKKE, zur Bearbeitung übergeben worden, wofür ich meinem hochverehrten früheren Lehrer auch

an dieser Stelle verbindlichsten Dank ausspreche. Durch meine anderweitige Inanspruchnahme verzögerte sich die Fertigstellung der vorliegenden Arbeit bedeutend. Bei der Beschaffung der Literatur stand mir Herr Prof. GRASSI (Rom) hilfreich zur Seite; ich danke ihm herzlichst für seine stets aufopfernde Bereitwilligkeit.

In der folgenden Beschreibung mußte ich mir in bezug auf das Eingehen auf histologische Feinheiten da und dort eine Einschränkung auferlegen. Hatte auch die Konservierung der Tiere in Formol den Gesamthabitus, wie es sich wohl sicher annehmen läßt, naturgetreu erhalten, so war sie für das feinere Studium der Gewebe leider nicht ausreichend gewesen. Was indessen mitgeteilt wird, steht über jeden Zweifel, der etwa infolge ungenügender Konservierung aufkommen könnte, erhaben.

Der Körper von *Amphilina liguloidea* ist von länglich-blattförmiger Gestalt und sehr geringer dorsoventraler Ausdehnung. Das vordere »Saugnapf«-tragende Ende läuft spitzer als das Hinterende aus, — in bezug auf die Orientierung des Parasiten, wofür die gleichen Gesichtspunkte gelten, wie für *Amphilina foliacea*, schließe ich mich mit PINTNER (18) den älteren Autoren an. Der geschlechtsreife Wurm erreicht eine Länge, nach dem mir vorliegenden Material, von 76 bis 86 mm, die größte Breite beträgt etwa 21 mm, die Ausdehnung in der Dicke variiert an verschiedenen Körperstellen zwischen 0,17—0,93 mm. Die Gewebe des Körpers sind halbdurchsichtig und erinnern in ihrer gallertigen Beschaffenheit eher an das Bindegewebe einer Meduse. Mit deutlichen Konturen heben sich von der homogenen Körpersubstanz die langen, dick gefüllten Schläuche des Uterus, sowie der blinde Kanal der Vagina mit dem winzigen runden Eierstock ab, weniger scharf sind an den beiden Seiten des Körpers in durchscheinenden Linien die Hodenreihen und die Dotterstöcke gekennzeichnet. Eine feine Querstrichelung an der Körperoberfläche ist schon mit bloßem Auge wahrnehmbar. Das Tier bietet ein anziehendes Bild von Zartheit und Schönheit, Eigenschaften, welche in der von Herrn F. WINTER (Frankfurt a. M.) ausgeführten Fig. 1 (Taf. XXXIV, Vergrößerung 2) eine naturgetreue Wiedergabe gefunden haben.

Bei näherer Betrachtung, etwa mit der Lupe, erkennt man an der Körperoberfläche, namentlich am Vorder- und am Hinterende, eine mehr oder minder regelmäßig ausgeprägte metamere Runzelung (Textfig. 1; Fig. 5, Taf. XXXIV), die an manchen Stellen des Körperrandes beinahe die Form von queren Rippchen annehmen kann

(Textfig. 2). Im überwiegenden Teil der Körperoberfläche, außer am Vorder- und Hinterende, hat man es nicht mit bloßen Runzeln zu tun, sondern mit Grübchen, welche in Form einer Täfelung der Haut unsres Tieres ein charakteristisches Aussehen verleihen. Die Grübchen werden durch Erhebungen der Körperober-



Textfig. 1.
Das vordere Körperende, nach Totalpräparat. *Rss*, eingezogener Rüssel; *Rtr*, Retractoren des Rüssels in kontrahiertem Zustande. × 13.



Textfig. 2.
Teil des Körperrandes mit rippchenförmig sich manifestierender Runzelung der Körperoberfläche. Längs- und Transversalmuskulatur schimmern durch. × 58.

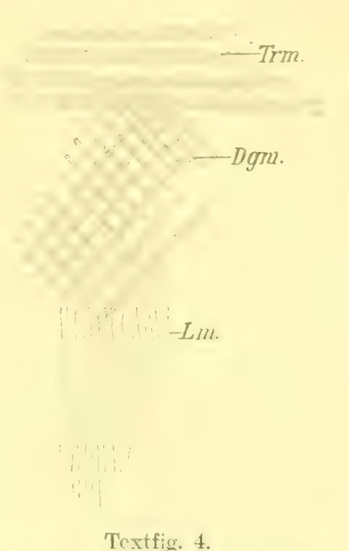


Textfig. 3.
Die durch grübchenförmige Vertiefungen hervorgerufene Täfelung der Körperoberfläche. × 38.

fläche an den Grenzen polygonaler, doch aber mit runden Linien umschriebener Bezirke, von etwa 0,51 mm Durchmesser, gebildet (Textfig. 3). Infolge von etwas dichterer Ansammlung der Parenchym- und Subcuticularzellen in den die Umgrenzung der Grübchen bildenden Runzeln — wo übrigens auch feine Muskelfasern nicht fehlen — erscheinen diese bei der Aufsicht als dunklere Streifen auf hellem Grunde. Die Anordnung der Grübchen läßt eine gewisse Regelmäßigkeit nicht verkennen. Der Sinn der geschilderten Skulpturierung der äußeren Körperbedeckung dürfte in der Vergrößerung der resorbierenden Oberfläche des darmlosen Parasiten zu suchen sein. Die Leisten und Vertiefungen mögen auch bei der Bewegung des Tieres eine fördernde

Stütze abgeben. — Analoge Ausstattung mit netzförmigen Grübchen findet sich auch auf der Haut von *Amphilina foliacea*, wo sie schon RUDOLPHI bekannt gewesen und von WAGENER in einer Zeichnung festgehalten wurde (20, Taf. VIII, Fig. 2).

Die Körperbedeckung wird von einer dünnen, dem Wurm nur wenig nennenswerte Resistenz verleihenden Cuticula gebildet. Unmittelbar unter derselben folgt eine Schicht feinster Ringmuskelfasern. Eine Lage von Parenchym- und wohl auch Epithelzellen trennt diese Fasern von dem tiefer gelegenen Hautmuskelschlauch. Die Muskulatur ist, wenn auch überall dicht schließend, vorhanden, doch nicht stark zu nennen. Es ist das bei der geringen Ausdehnung des Wurmes in die Dicke auch nicht anders zu erwarten. Zu äußerst wird der Hautmuskelschlauch von feinen Längsfaserbündeln gebildet (Textfig. 4 *Lm*). Darauf folgen nach innen, sich gegenseitig kreuzend, die stärkeren Bündel der Diagonalfasern (*Dgm*). Am kräftigsten entwickelt erscheint die Transversalmuskulatur, in tiefer Lage; ihre Bündel werden bis 0,009 mm dick (*Trm*). Nicht an allen Körperstellen freilich sind die Unterschiede so markant ausgeprägt, wie das die Textfig. 4 illustriert. Nach innen von den starken Transversalbündeln folgen in dünner Schicht und spärlicher Anordnung zartere Querbündel (in Textfig. 4 nicht eingezeichnet), die sich von den erstgenannten u. a. auch durch die regelmäßige Gegenwart ihres Myoblasten unterscheiden.



Textfig. 4.
Elemente des Hautmuskelschlauches. Aus einem schrägen Flächenschnitt. *Lm*, Längs- *Dgm*, Diagonal-, *Trm*, Transversalmuskulatur. × 110.

Der Myoblast erscheint als eine durch großen, runden Kern charakterisierte Zelle von ungefähr spindelförmiger Gestalt, mit ihrem längeren, etwa 0,018 mm zählenden Durchmesser in die Querachse des Wurmes angeordnet (Fig. 3, Taf. XXXIV *Myobl*). An den beiden zugespitzten Polen der Zelle ziehen sich Fortsätze aus, welche auf die Fasern des Muskelbündels übergehen. Dieser Bau der Myoblasten mag hier besonders hervorgehoben werden, um einer eventuellen Verwechslung — oder eigentlich dem möglichen Vorwurf einer solchen — mit andern weiter unten zu besprechenden zelligen Elementen des Parenchyms vorzubeugen. —

Parenchymmuskulatur wird durch Dorsoventralbündel, die in wechselnder Stärke auftreten, wohl immer mit einem Myoblasten versehen, repräsentiert. Außerdem sind in den lateralen Körperregionen starke, innerhalb des Hautmuskelschlauchs gelegene Längsmuskelbündel anzutreffen, welche namentlich mit Längsnervenstämmen und den Dotterstöcken in Beziehung treten, worüber weiter unten berichtet wird.

Über die allgemeine histologische Beschaffenheit des zarten Körperparenchyms muß ich mich enthalten Angaben zu machen. Dagegen sind es besonders differenzierte, große zellige Elemente des Parenchyms, die unsre Aufmerksamkeit auf sich ziehen. Es handelt sich um den reichen Komplex großer, einzelliger Frontaldrüsen im vorderen Körperteil, wie solche bei *Amphilina foliacea* schon von Salensky als »problematische Zellen« beobachtet (19, S. 303—304), später von Lang als Drüsen beschrieben (11, S. 394, 395), jedoch erst in neuerer Zeit von Pintner genauer studiert und in ihrer Gesamtheit völlig erkannt worden sind (17, S. 37—41). Die Zellen bestehen in unserm Fall aus einem kolbig angeschwollenen, den kleinen bläschenförmigen Kern bergenden Teil, und aus einem Ausführungsgang, der in charakteristisch gewelltem Verlauf, gleichsam treppenförmig, sich allmählich verjüngend nach vorn zieht (Fig. 4, Taf. XXXIV). Die Zellen liegen ziemlich dicht beieinander im Parenchym zerstreut, nach vorn zu werden sie immer dichter angetroffen. Der Querdurchmesser der Zelle beträgt durchschnittlich 0,039 mm, und daraus sind die übrigen Dimensionen zu entnehmen. Der Ausführungsgang der Drüse ist von ganz außerordentlicher Länge, und diese wechselt je nach der Lage der Zellen in der vorderen Körperregion. In seinem Verlauf kann der Ausführungsgang mehr oder weniger große Anschwellungen aufweisen. Das Plasma der Frontaldrüsen hat ein fein granuliertes Aussehen, wonach man auch kleine Anschnitte der Zelle oder des Ausführungsganges mitten im Parenchym erkennen kann. Wenn auch das Auffinden und Verfolgen der Drüsen auf meinen Schnittpräparaten einige Schwierigkeiten bietet — einfache Zupfpräparate sind in dieser Hinsicht dankbarer —, so ist doch eine Verwechslung mit andern zelligen Elementen bei unserm Wurm ausgeschlossen, desgleichen ein völliges Übersehen der großen Zellen bei nur einigermaßen genauerem Studium. Leichter scheint beides bei der Untersuchung von *Amphilina foliacea* zu unterlaufen, wenigstens haben von den zwei Autoren, die in neuster Zeit (1904) die Anatomie von *A. foliacea* studiert haben, Cohn und Hein, der eine im Parenchym »absolut nichts Problematisches« finden können und die Salensky-schen Zellen zum Teil für Kunstprodukte erklärt, zum Teil auf den

Uterus und Wimperflammen zurückgeführt[1] (3, S. 376), der andre, trotz Anwendung komplizierter Färbemethoden, die »problematischen Zellen« für Myoblasten gehalten oder auch umgekehrt (10, S. 115). Und doch hatte SALENSKY schon im Jahre 1874 das Richtige beobachtet! Auf den übereinstimmenden Charakter der Zellen bei *A. foliacea* (19, Taf. XXXI, Fig. 17 *A* und *B*) und *A. liguloidea* sei hiermit verwiesen. Wie weit der Komplex der Frontaldrüsen sich distalwärts erstreckt, kann ich mit Genauigkeit leider nicht angeben. Im hinteren Körperteil fehlen sie mit Sicherheit völlig. In jedem Fall reichen die Drüsen nicht so weit, wie bei *A. foliacea*, wo sie nach PINTNER bis an den Keimstock herankommen; dabei wäre als Vergleichsmoment zu berücksichtigen, daß *A. foliacea* durchschnittlich vier- bis achtmal kleiner ist als unser Tier.

Zum Verständnis der Topographie der Frontaldrüsen muß vorerst der Bau des vorderen Körperendes besprochen werden. Schon bei Betrachtung des Totalpräparates sieht man von einer terminal befindlichen Öffnung, als Einstülpung der Körperoberfläche, einen Kanal geradlinig nach hinten ziehen; am Grunde desselben schimmert ein dunkleres Organ durch (Textfig. 1). Auf Schnitten überzeugt man sich, daß die Öffnung sowohl die Kommunikation des Uterus mit der Außenwelt bewerkstelligt, wie auch in eine sauggrubenförmige Einsenkung führt, den eben erwähnten Kanal, an dessen Grunde sich in reicher Anordnung stärkere und feinere Längsmuskelzüge inserieren, welche zunächst einen gegen außen konvexen Bogen beschreiben, um dann nach hinten annähernd geradlinigen Verlauf zu nehmen (Fig. 9, Taf. XXXV, *Ut*, *Rss*, *Rtr*). Infolge dieses bogenförmigen Verlaufes der Längsmuskeln entsteht am Grunde der kanalartigen Einsenkung eine Art muskulöses, gewölbtes Kissen, an welchem sich auch andre Gewebearten beteiligen, ein Kissen, das bei Betrachtung des Totalpräparats als ein selbständiges Gebilde imponiert und beim flüchtigen Durchmustern der Schnitte durchaus den Eindruck eines Saugnapfes erweckt. »Ventosa anteriore piccola, bene sviluppata, come nell *A. foliacea*« schreibt MONTICELLI über unsre *A. liguloidea* (15, S. 2). Und doch kann im vorliegenden Fall ebensowenig wie bei *A. foliacea* von einem Saugnapf gesprochen werden. Durch PINTNER (17) und COHN (3) wurde nachgewiesen, daß bei *A. foliacea* das in Rede stehende Organ den Bau eines Saugnapfes nicht besitzt, und PINTNER speziell hatte die terminale Bewaffnung von *A. foliacea* als einen vorstülpbaren Rüssel erkannt, an dessen Grund der

[1] Ob der von COHN erwähnte Drüsenhaufen um den Endteil des Uterus herum ein Fragment des Frontaldrüsenkomplexes ist, mag dahingestellt bleiben.

Komplex der Frontaldrüsen ausmündet. Ich komme zu der Überzeugung, daß die PINTNERsche Auffassung auch auf unsre *A. liguloidea* zu übertragen ist. Dem scheinbar abgegrenzten kissenartigen Gebilde geht jede selbständige und konstante Existenz ab, ein sonst den Saugnäpfen zukommender Abschluß von dem Körperparenchym mittels einer besonderen Bindegewebslage fehlt in diesem Fall, und das ganze Bild wird dadurch zustande gebracht, daß die beim vorgestülpten Rüssel — wie ich nunmehr den Kanal bezeichnen will — geradlinig verlaufenden, gespannten Muskelzüge nach der Einstülpung unter Bildung eines Bogens zusammengelegt werden. Die Muskeln funktionieren eben als Retractoren des Rüssels. Freilich habe ich an den wenigen mir vorliegenden Exemplaren des Wurmes keinen ausgestülpten Rüssel beobachtet, wie das PINTNER bei *A. foliacea* möglich war. Dagegen ist das von DIESING in seiner Fig. 26, Taf. I (6) außen am Vorderkörper von *A. liguloidea* eingezeichnete Gebilde hierher zu rechnen, allerdings sind die Dimensionen desselben wohl sicher übertrieben.

Gegen den Grund des Rüssels, dort, wo die Retractoren sich ansetzen, streben nun die immer feiner werdenden und jetzt schwer zu verfolgenden Ausführungsgänge der einzelligen Drüsen. Gerade für die Untersuchung dieser minutiösen Verhältnisse wäre eine geeignetere Konservierung der Gewebe erwünscht gewesen. Das körnige Plasma bzw. Secret der Frontaldrüsen läßt sich da und dort zwischen den Muskelfasern bis an den Grund des eingezogenen Rüssels verfolgen (in der mit schwacher Vergrößerung entworfenen Fig. 9, Taf. XXXV sind diese Einzelheiten nicht dargestellt). Dieser Umstand, wie die allgemeine Topographie der Drüsen lassen in mir keinen Zweifel aufkommen, daß der mächtig entwickelte Komplex der Frontaldrüsen bei unserm Tier wie bei *A. foliacea* am Grunde des eingezogenen bzw. an der Spitze des vorgestülpten Rüssels seine Ausmündung hat. — Dem immensen Drüsenapparat von *Amphilina* widmet PINTNER eine eingehende vergleichende Betrachtung und gelangt zu der Schlußfolgerung, daß homologe Organe bei Rhynchobothrien und deren Larven, bei vielen Trematoden, Turbellarien und Nemertinen, als Kopf- bzw. Stirndrüsen vorkommen, und damit ihr hohes phylogenetisches Alter dokumentieren. Mit Darm- oder Speicheldrüsenrudimenten haben die Kopfdrüsen nach PINTNER nichts zu tun, weil sie bei freilebenden Formen neben einem Pharyngealapparat und dessen Drüsenkomplexen existieren.

Im Gegensatz zu *A. foliacea* fehlen im vorliegenden Fall die Kalkkörperchen gänzlich.

Das Nervensystem wiederholt in den Grundzügen die von *A. foliacea* her bekannte Anordnung. Die zwei seitlichen Längsnerven verlaufen unmittelbar nach innen von den Dotterstöcken, zwischen diesen und den Hodenbläschen. Am vorderen, rüsseltragenden Körperende bilden sie, unweit nach hinten von dem eingezogenen Rüssel entfernt, eine bogenförmige Quercommissur (Fig. 9, Taf. XXXV, *N*). Von der Abgangsstelle dieser letzteren setzen sich die Hauptstämme in nach vorn gerichtete Zweige fort, die den eingestülpten Rüssel bzw. den Endteil des Uterus begleiten und sich schließlich in einige Äste auflösen. — Nach hinten konvergieren die zwei Längsnerven gegen die Basis der Penistasche, erzeugen eine die Wölbung dieses Organs wiederholende Commissur und streben dem Körperende zu (Fig. 11 *N*). Vom Mittelpunkt der Commissur steigen zwei das Vas deferens begleitende Äste herauf. — Mit Ausnahme der vorderen und hinteren Körperregion sind die Längsstämme in ihrem Verlauf von einer scheidenartigen, durch starke Längsmuskelbündel des Parenchyms gebildeten Umhüllung begleitet. Ganglienzellen sind, wenn auch in schlecht erhaltenem Zustande, überall in den Hauptstämmen an ihrem stark granulierten Zellkörper zu erkennen. In den lateralen Regionen des Körpers liegen die Ganglienzellen in ziemlich regelmäßigen Abständen voneinander (etwa 0,442 mm) und veranlassen eine unbedeutende knotenartige Anschwellung des Hauptnerven. Abgang von Seitennerven an den verdickten Stellen, sowohl gegen den Körperrand wie gegen das Körperinnere hin wurde beobachtet, doch kann ich nicht berichten, ob das mit strenger metamerer Gesetzmäßigkeit geschieht.

Besondere Erwähnung verdient die starke und regelmäßige Entwicklung der pe ipheren Nerven am vorderen Körperende. Sie fallen auf Flächenschnitten sofort in die Augen als ein System von spongiösen Strängen, welche nach zwei Richtungen die Gewebe der *Amphilina* durchziehen: es sind das konzentrisch angeordnete Transversalstämme und radial gegen die Körperspitze konvergierende Längsstämme (Textfig. 5). Dieses System von Nervensträngen liegt innerhalb des Hautmuskelschlauches und bedeckt die Partie des Körpers, welche den eingestülpten Rüssel mit den sich anschließenden muskulösen und drüsigen Elementen beherbergt. Die Struktur der Nerven, die um Bedeutendes dünner sind als die seitlichen Hauptstämme, ist wie gesagt eine spongiöse, der Faserverlauf ist nicht so ausgeprägt wie sonst. Von dem dichteren und darum stärker färbbaren Parenchym heben sich die Nerven als hellere Stränge ab (in Textfig. 5 ist das umgekehrt dargestellt). Die Stränge liegen nicht etwa übereinander, so daß sie sich an den Kreuzungs-

punkten gegenseitig verdecken würden; im Gegenteil, sie verschmelzen miteinander bei der Kreuzung und bilden ein wahrhaftiges Netz. Die Regelmäßigkeit im Verlauf der Nervenzüge ist sehr streng bewahrt,



Textfig. 5.
Das periphere Nervensystem am vorderen Körperende. Aus Flächenschnitten. × 57.

und die Textfig. 5 ist ohne Schematisierung entworfen. Nach hinten zu werden die Nerven immer undeutlicher, und über ihr weiteres Verhalten kann nichts berichtet werden. Leider wollte es mir ebensowenig gelingen einen Zusammenhang des peripheren Systems mit den seitlichen

Hauptstämmen nachzuweisen, trotzdem dieselben in unmittelbarer Nähe des peripheren Nervennetzes verlaufen. Auch kann ich mich nicht aussprechen, ob die Nerven dorsale oder ventrale Lage einnehmen, weil mir überhaupt die Unterscheidung dieser zwei Körperseiten in Anbetracht der außerordentlich geringen Ausdehnung des Wurmes in die Dicke nicht möglich war — im Gegensatz zu MONTICELLI, welcher Autor bei *A. liguloidea* ein Rechts und Links, ein Oben und Unten erkennt.

Auch im Bau des Excretionssystems spricht sich die Verwandtschaft mit *A. foliacea* aus. Bei diesem wenig durchsichtigen Tier sind die diesbezüglichen Verhältnisse schwer zu studieren, und so ist es erst HEIN gelungen durch Anwendung von Injektionsmethoden das Wassergefäßsystem in seiner Gesamtheit zur Darstellung zu bringen (10, Taf. XXVI, Fig. 11). Wie bei *A. foliacea* ist dieses auch bei unserm Tier von sehr reicher Entwicklung und besteht aus zwei innerhalb des Hautmuskelschlauches übereinander liegenden, durch den ganzen Körper sich erstreckenden Schichten von Anastomosen, die am seitlichen Körperrand und auch sonst an mehreren Stellen miteinander in Verbindung stehen (Textfig. 6 *E*). Die Gefäße weisen nicht alle den gleichen Durchmesser auf, im allgemeinen sind die der Medianlinie näher gelegenen Stämme die stärkeren. Irgendwelche regelmäßig angeordneten Sammelgefäße sind nicht zu beobachten. Leider war es mir nicht möglich, die Mündung des Excretionssystems nach außen aufzufinden. Bei *A. foliacea* findet sich bekanntlich der Excretionsporus, nach der Beobachtung HEINS, an der hinteren Körperspitze.



Textfig. 6.
Excretionssystem (*E*), nach Totalpräparat; *H*, Hoden. × 8.

Die allgemeine Anordnung des hermaphroditen Geschlechtsapparates ist dieselbe wie bei *A. foliacea*, wie das MONTICELLI bekannt war

mal aus Fig. 2, Taf. XXXIV ersichtlich wird. Im einzelnen indes ergeben sich recht mannigfache Differenzen.

Die männlichen Drüsen bestehen aus zwei lateral gelegenen, durch die ganze Länge des Körpers, mit Ausnahme des vorderen und hinteren Achtels dem seitlichen Rand (in einer Entfernung von etwa 3,5 mm) parallel hinziehenden Hodenreihen (Fig. 2, Textfig. 6 *H*). Diese werden aus einem centralen abführenden Strang, dem Vas deferens, und den um denselben traubenförmig gruppierten Hodenbläschen aufgebaut. Die Hoden sind ovale Bläschen von 0,157 mm im längeren Durchmesser. Die beiderseitigen Vasa deferentia streben am hinteren Körperende der Medianlinie zu, wo sie zu einem nach hinten ziehenden Gang, dem unpaaren Vas deferens bzw. Ductus ejaculatorius sich vereinigen (Fig. 2 und 5 *V.d*). Dieser verläuft zunächst unter Bildung von zahlreichen, aber dichtgeschlossenen und infolgedessen nach außen wenig hervortretenden Windungen (Fig. 10 *V.d*), alsdann geht er unter Vermittlung einer Schlinge in einen durch Besitz reicher Circulärmuskulatur ausgezeichneten längeren, einigermaßen selbständigen Abschnitt über, den ich als Propulsionsapparat für das Sperma auffassen möchte (Fig. 10 *Prap*). Als bloße Vesicula seminalis kann dieser Teil des Samenleiters nicht gelten, denn die starke Muskulatur weist wohl ohne Zweifel auf aktive Betätigung hin. Scharf ist allerdings der Propulsionsschlauch von dem darauf folgenden gewundenen Abschnitt des Vas deferens nicht zu trennen, wo die Muskulatur allmählich schwächer wird und das Lumen des Gefäßes sich verengert. Es ist wohl derselbe, von mir als Propulsionsschlauch beschriebene Abschnitt der männlichen Leitungswege, den MONTICELLI bei seinem Exemplar als »tasca del pene« bezeichnet, damit aber diesem Organ sicher eine irrtümliche Deutung verleiht. Auch von einem »ricettacolo seminale esterno« im oberen Teil des unpaaren Vas deferens zu reden, liegt nach meiner Beobachtung kein Anlaß vor, und ist der Grund dazu aus der Zeichnung von MONTICELLI nicht zu entnehmen (vgl. 10, Fig. 1). — Zuletzt erreicht das Vas deferens als ein muskelschwacher, dünnwandiger Gang die Basis der Penistasche, in welche es unter plötzlicher Verengerung eindringt, um nach abermaliger Zunahme des Querschnitts den Penis zu bilden (Fig. 10 und 11). Der Cirrusbeutel bzw. die Penistasche mit dem männlichen Genitalporus nehmen terminale Lage am hinteren Körperende ein (Fig. 5, 10 und 11 *Cb*). Die ovoide Tasche, die im Verhältnis zu den Dimensionen des Tieres als sehr klein zu bezeichnen wäre — ihr längerer Durchmesser beträgt etwa 0,578 mm —, ist mit schwachen, nach verschiedenen Richtungen regelmäßig angeordneten Muskelfasern ausgestattet. Der

Penis selbst ist von dolchförmiger Gestalt, mit scharfer Spitze endend. Seine Wandung ist sehr dünn, macht aber den Eindruck großer Resistenz; sie wird aus zwei Schichten gebildet: die innere ist die direkte Fortsetzung der Wand des Vas deferens, die äußere geht an der Basis des Penis in das Gewebe der Penistasche über. Von beiden stammen feine muskulöse Elemente, Längs- und Circulärfasern ab, welche an der Bekleidung des Penis teilnehmen. Hakenbewaffnung ist nicht vorhanden. Die Funktion der Penistasche dürfte sein, den Penis zu protrahieren und während des Begattungsaktes zu stützen. — Der Endteil des Vas deferens, speziell der auf den Propulsionsschlauch nach hinten unmittelbar sich anschließende Abschnitt, ist von kleinen einzelligen, sich wenig färbenden, besonders an ihren Kernen kenntlichen Prostatadrüsen, welche in mehrfacher Schicht aufeinander folgen, umkleidet (in Fig. 10 mit *Prdr* angedeutet).

Von den Organen des weiblichen Geschlechtsapparates erstrecken sich nur die Dotterstöcke und der Uterus beinahe über die ganze Länge des Wurmkörpers, die übrigen Teile sind auf einem verhältnismäßig kleinen Bezirk der hintersten Partie des Tieres zusammengedrängt (Fig. 2 und 5). — Da ist zunächst der wenig auffallende, unpaare, regelmäßig runde Keimstock zu erwähnen (Fig. 5 und 6 *Kmst*). Er mißt 0,85 mm im Durchmesser. Seine Begrenzung wird von einer dünnen Bindegewebslage gebildet, sein Inhalt sind runde, bis 0,023 mm große Keimzellen, doch sind auch kleinere Oocyten in verschiedener Abstufung der Größe zu beobachten. Auf cytologische Einzelheiten einzugehen muß ich mir versagen. — Die beiderseitigen Dotterstöcke ziehen nach außen von den Hodenreihen, etwa 2,5 mm vom seitlichen Körperrand entfernt, diesem letzteren entlang (Fig. 2 *Dttst*). Nach vorn und hinten erstrecken sie sich mehr oder weniger über die Hodenbänder hinaus. Infolge ihrer sehr geringen Ausdehnung in der Richtung der Transversalachse — 0,063 mm, wenig mehr als der Querschnitt des Seitennerven — sind es äußerst unscheinbare Organe. In ihrem Verlauf tritt stellenweise eine Verzweigung auf, um bald, zum Teil unter Anastomosenbildung, durch Verschmelzung wieder ausgeglichen zu werden (Fig. 2). Auf Schnitten erkennt man, daß das lange, schmale Organ von einem Kanal, dem Dottergang, durchzogen wird, der durch eine gut entwickelte, längliche Kerne einschließende Intima ausgezeichnet erscheint (Fig. 12, Taf. XXXV, *Dttg*). Dieses Sammelrohr innerhalb der Dotterstöcke wurde bei *A. foliacea* schon von Grimm gesehen (8, S. 500), später von Salensky geleugnet (19, S. 323) und auch von Cohn nicht erwähnt (3), bis durch Hein die Beobachtung Grimms wieder ihre

Bestätigung gefunden hatte (10, S. 433). Die im Dotterstock erzeugten Dotterzellen sind ovale bis rundliche Gebilde, mit einem großen chromatinreichen Kern ausgestattet (Fig. 12 *Dtt:*); der Inhalt der Zellen war sehr schlecht erhalten. Auf welche Weise die Kommunikation zwischen dem eigentlichen Drüsengewebe, dessen nähere Struktur nicht zu entziffern war — in Fig. 12 ist eine Art Syncytium dargestellt —, und dem Dottergang, durch welchen die Drüsenzellen hinabgeführt werden, zustande kommt, kann ich nicht angeben. Nach der Zeichnung MONTICELLIS (16, Fig. 1 *vt*) scheinen die Dotterstöcke einen ausgesprochen traubigen Bau zu besitzen, ähnlich wie die Hoden, und dieses Bild wird durch folgende Beschreibung bestätigt: ». . . i due vitellodutti longitudinali, che raccolgono il prodotto delle singole glandole vitelline, disposte ai lati del vitellodutto sia isolamente, sia a coppie di due o tre per volta . . .« (16, S. 3). An meinen Exemplaren vermag ich einen solchen traubigen Aufbau nicht zu finden, und dieser negative Charakter ist sicher nicht dem ungenügenden Erhaltungszustand zuzuschreiben. Überhaupt sind in meinem Fall die Dotterstöcke viel unscheinbarer, als das die Fig. 1 MONTICELLIS wiedergibt. — Bemerkenswert ist, daß die Dotterstöcke, wie schon erwähnt, mit besonders spezialisierten Muskeln in Beziehung stehen. Es sind ziemlich kräftige Längsmuskelzüge, welche, an die bandförmigen Dotterstöcke eng angeschmiegt, dieselben in ihrem geschlängelten Verlauf begleiten, ja sogar mehr oder weniger dicht scheidenförmig umschließen (Textfig. 7 *Msk*, in Fig. 12, Taf. XXXV sind die Muskeln nicht dargestellt). Noch stärker beinahe als an den Drüsen sind die Muskeln im Umkreis der Dottergänge entwickelt, die am Hinterende des Wurmes aus den Dotterstöcken frei heraustreten und, nach hinten strebend, gegen die Medianlinie konvergieren (Textfig. 8 *Dttg*, *Msk*; vgl. auch Fig. 5 und 6, Taf. XXXIV, *Dttg*, wo allerdings die Muskeln nicht abgebildet sind). Um den starkwandigen Dottergang bilden die Muskeln, die nunmehr die Richtung der Längsachse vollständig verlassen haben und sich dadurch als spezialisierte Gebilde zu erkennen geben, eine ansehnliche Scheide, welche alle Krümmungen des Dotterganges getreu wiederholt. — Gegen die sich etwa bietende Auffassung, die Muskulatur diene zur Förderung des Dotterzellentransportes, ist einzuwenden, daß eine ähnliche Scheide sich ja auch um die Längsnerven herum vorfindet, und dies abgesehen davon, daß für die genannte Funktion gerade die Längsmuskulatur wenig geeignet zu sein scheint. In der Gewährleistung eines gewissen Schutzes während der Körperkontraktionen dürfte die Bedeutung der muskulösen Scheiden zu suchen sein. — Nach der Vereinigung der beiderseitigen Dottergänge in der Medianlinie

des Wurmes setzt der unpaare Dottergang den Kurs nach hinten fort, wobei er an den Keimstock sich eng anschmiegt und darum schwer zu beobachten ist (Fig. 6, Taf. XXXIV *Dttg*).

Besondere Aufmerksamkeit in der Organisation der weiblichen Geschlechtsorgane unsres Wurmes nimmt die Vagina in Anspruch, welche sowohl der *A. foliacea* gegenüber, wie auch im Vergleich mit



Textfig. 7.

Dotterstock (*Dttst*), aus einem Flächenschnitt; *Msk*, Längsmuskeln, welche eine Scheide um den Dotterstock bilden. (Der Dottergang ist nicht angeschnitten.) × 540.

Textfig. 8.

Dottergang (*Dttg*) nach Austritt aus dem Dotterstock, aus einem Flächenschnitt; *Dttz*, Dotterzelle; *Msk*, Längsmuskeln, welche eine Scheide um den Dottergang bilden. × 540.

dem bis jetzt über *A. liguloidea* Bekannten aberrante Verhältnisse aufweist. Der Teil der Vagina, der schon bei Betrachtung des Tieres mit bloßem Auge sofort kenntlich erscheint, ist ein mächtiger, keulenförmiger, schwach gewellter Schlauch, welcher von der Gegend des Keimstockes in der Medianlinie nach vorn zieht und nach einem Verlauf von etwa 13 mm im Parenchym blind endet (Taf. XXXIV, Fig. 2, 5, 6 Vg^2, vgl. auch Fig. 1) — ein Verhalten, das schon durch MONTICELLI seinerzeit

bekannt geworden ist, und übrigens auch aus DIESINGS Fig. 28, Taf. I (6) ersichtlich war. Die Länge dieses Abschnittes der Vagina verhält sich zur Gesamtlänge des Tieres in unserm Fall wie 1 : 6. Der Querschnitt des Blindschlauches ist wechselnd und erreicht im Maximum 1,5 mm. Recht dünn und schmiegsam erscheint die Wandung des voluminösen Behälters, es ist eine plasmatische Hülle mit eingestreuten winzigen Kernen. Der blinde Abschnitt der Vagina ist prall mit einer äußerst feinkörnigen, sich gut färbenden Masse gefüllt, — es dürfte wohl kein Zweifel vorliegen, daß es Spermatozoen sind. — An seinem hinteren Ende, in unmittelbarer Nachbarschaft des Keimstockes, geht der starke Blindschlauch unvermittelt in einen engen Abschnitt der Vagina über, der, in einem Bogen nach hinten strebend, sich bald in das kleine, rundliche bis ovale Receptaculum seminis öffnet (Fig. 6 *R.s*). Am hinteren Ende dieses letzteren tritt die englumige Vagina heraus (Vg^1), die in wenig geschlängeltem Verlauf nach hinten zieht, und nach einer Strecke, die den Durchmesser des Keimstockes nicht übersteigt, eine Verzweigung erleidet (Fig. 6, 7 und 8 **). Die so gebildeten zwei Äste der Vagina haben einen kurzen Verlauf: sie münden alsbald, der eine auf der ventralen, der andre auf der dorsalen Körperfläche des Parasiten aus. Dieses seltsame Verhalten der Vagina habe ich in übereinstimmender Weise an allen von mir untersuchten Exemplaren des Wurmes vorgefunden. Davon, daß tatsächlich die Ausmündung auf beiden Körperflächen geschieht, habe ich mich auf Serien von Querschnitten überzeugt, und die Fig. 7 gibt ein diesbezügliches, durch Aufeinanderprojizierung mehrerer Querschnitte gewonnenes Bild. MONTICELLI gibt für sein Exemplar eine einfache Mündung der Vagina an, in einer gewissen Distanz vor dem hinteren Körperende, »sulla faccia ventrale, a sinistra del pene« (16, S. 3). — In histologischer Hinsicht erwähne ich, daß die englumigen Teile der Vagina eine muskulöse Wandung aufweisen — es sind äußere Circulär- und innere Längsfasern vorhanden —, und daß von außen die Vagina von kleinen einzelligen Drüsen, die übrigens auch am basalen Teil des Blindschlauches nicht fehlen, begleitet wird. Über etwaigen Cilienbesatz kann ich nichts aussagen. — Die, wie ich mit Sicherheit annehme, konstante Eigenschaft der Vagina von *A. liguloidea*, sich zu verzweigen und mit doppelter Öffnung auszumünden, war mir Veranlassung, die diesbezüglichen Verhältnisse bei *A. foliacea* nachzuprüfen. An einem gut konservierten Exemplar, das ich mit einigen andern der Liebenswürdigkeit von Herrn Prof. v. ZOGRAF in Moskau zu verdanken habe, konnte ich

mich persönlich überzeugen, daß hier eine Verzweigung der Vagina fehlt und die Mündung eine einfache ist.

Die Schalendrüse, aus einem reichen Komplex langer einzelliger Drüsen bestehend, folgt unmittelbar nach hinten auf das Ovarium (Fig. 6 *Sd*).

Der Zusammenhang der weiblichen Geschlechtsdrüsen und die Kommunikation mit dem Uterus bietet keine besonders bemerkenswerten Abweichungen vom gewöhnlichen Typus. An derjenigen Stelle des runden Keimstockes, welche in direkter Nachbarschaft des Receptaculum seminis sich befindet, entspringt mit breiter Basis der Keimgang (Fig. 6 *Kmg*). In wenigen Windungen erreicht er die Oberfläche des Receptaculum seminis, wo an der hinteren Hälfte desselben eine Verschmelzung mit einer unbedeutenden Protuberanz des Receptaculums, und damit Kommunikation zwischen Samenbehälter und Keimstock zustande kommt (in Fig. 6 mit *x* angedeutet). An derselben Stelle des Receptaculum seminis — diese Verhältnisse sind in der Flächenansicht wenig übersichtlich — entspringt, gleichsam als Fortsetzung des Keimganges, der Befruchtungsgang, welcher nach hinten dem Mittelpunkt des Schalendrüsenkomplexes zustrebt (*Bfg*). Aller Wahrscheinlichkeit nach verschmilzt der Befruchtungsgang kurz vor Eintritt in die Schalendrüse mit dem in die gleiche Gegend hinuntergestiegenen unpaaren Dottergang (*Dttg*). Aus der Schalendrüse tritt auf der andern Seite der Uterus heraus (*Ut*). Dieser Anfangsteil des Fruchthalters, ein zarter Gang von minimalem Querschnitt, wendet sich unter Bildung von zahlreichen und komplizierten Schlingen um den Keimstock herum und tritt, allmählich an Querschnitt zunehmend, den Kurs nach vorn an. In diesem Teil des Uterus sind eben gebildete junge Eier anzutreffen.

Der Uterus ist dasjenige Organ, das bei Betrachtung des Tieres am meisten in die Augen fällt (Fig. 1). Er durchzieht in drei, zum Teil mächtigen Schenkeln, welche jeweilen sich beinahe über die ganze Länge des Parasiten erstrecken, die Gewebe des Körpers. An dem in Fig. 2 zur Darstellung gelangten Exemplar ist der erste, von der Schalendrüse nach vorn heraufsteigende Schenkel am stärksten mit Eiern gefüllt; sein Querschnitt erreicht stellenweise die Weite von 2 mm. In der vorderen Körperpartie angelangt, schlägt der Uterus nach hinten um und setzt seinen Weg beinahe bis in die Nähe des Keimstockes fort. Dieser Abschnitt des Uterus ist in dem erwähnten Fall von schwächerer Füllung. Beide Schenkel des Uterus sind ungefähr symmetrisch um die Medianlinie des Wurmes verteilt. An seinem hinteren Ende geht der zweite Schenkel des Uterus in scharfer Knickung in den letzten,

nach vorn strebenden Abschnitt über, der an der vorderen Körperspitze, mit dem Rüssel gemeinsam, nach außen mündet. Dieser letztere Teil des Uterus ist, in dem in Fig. 2 abgebildeten Exemplar, von äußerst geringem Querschnitt und in seinem Hauptteil frei von Eiern. Bei flüchtiger Betrachtung mit der Lupe ist dieser dritte Schenkel des Uterus — im vorliegenden Fall — gar nicht zu sehen. — Ein Exemplar unsres Wurmes, welches an Größe dasjenige in Fig. 2 dargestellte nicht unbedeutend übertrifft, weist einen auf dem gesamten Verlauf vollkommen leeren, bei Betrachtung mit der Lupe schwer erkennbaren Uterus auf. Keimstock und Hoden waren an diesem Exemplar in normaler Entwicklung. Ob ein bereits entleerter oder noch nicht gefüllter Uterus vorliegt, kann ich nicht entscheiden. Wenn das erstere der Fall ist, so würde die Entleerung der Eier offenbar sehr schnell und auf einmal geschehen. — Der mit Eiern prall gefüllte Teil des Uterus stellt ein voluminöses Rohr dar, welches zahlreiche, dicht aneinander schließende, zum Teil regelmäßig spiralige Windungen in seinem Verlauf ausbildet. Die Wandung des Fruchthalters ist im Verhältnis zum bedeutenden Querschnitt recht dünn und schmiegsam; Zellgrenzen sind in ihr nicht zu erkennen, wohl aber zahlreiche eingelagerte Kerne. — Die allgemeine Anordnung des Uterus entspricht den von *A. foliacea* her bekannten Verhältnissen und wurde schon von MONTICELLI bei unsrer Art richtig festgestellt. Die terminale Ausmündung des Uterus, zusammen mit dem eingestülpten Rüssel — in welchen die Eier auch hinein gelangen können —, stimmt nach neueren Untersuchungen mit dem diesbezüglichen Verhalten von *A. foliacea* überein. Für *A. liguloidea* gibt MONTICELLI zwar an, der Uterus »sbocca a destra della ventosa anteriore (16, S. 6). Es dürfte sich aber eigentlich dort um eine terminale Ausmündung, an welche der Fruchthalter allerdings von der Seite herankommt, handeln (vgl. auch DIESINGS [6] Fig. 26, Taf. I).

Bei dieser Gelegenheit möchte ich nicht unterlassen, auf die übereinstimmenden Züge hinzuweisen, welche in bezug auf den Bau der weiblichen Geschlechtsorgane zwischen *A. liguloidea* und den digenetischen Trematoden bestehen. Nicht nur in den Merkmalen der Drüsen — ich erinnere an den kompakten, runden Keimstock — spricht sich die Übereinstimmung aus, sondern auch in der Konfiguration der Leitungswege. Von dem blinden Schlauch der Vagina abgesehen, entspricht der übrige Teil der Scheide vollkommen dem LAURERschen Kanal der Distomeen. Man vergleiche etwa das Bild, welches LOOSS von den inneren weiblichen Genitalien bei *Distomum globiporum* entwirft (14, Fig. 97,

Taf. V) mit meiner Fig. 6, Taf. XXXIV, und man wird sich von dem analogen Verhalten und Anordnung der Gänge überzeugen. Bei unsrer *A. liguloidea* ist nicht daran zu zweifeln, daß der Gang, welcher aus dem Receptaculum seminis nach hinten entspringt und unter Bifurcation auf den zwei Körperflächen ausmündet (Vg^1 in Fig. 6), eine echte Vagina im morphologischen Sinne darstellt; dies wird durch randständige Mündung desselben Ganges bei *A. foliacea*, nicht weit von der männlichen Öffnung, erhärtet. Anderseits darf die Vagina von *A. liguloidea* (Vg^1) mit Fug und Recht als LAURERscher Kanal bezeichnet werden. Ich betrachte denn auch, aus andern hier nicht zu erörternden Gründen, den LAURERschen Kanal der digenetischen Trematoden mit den älteren Autoren bis PINTNER und MONTICELLI, und im Gegensatz zu LOOSS, morphologisch als eine Vagina, und konstatiere, daß *A. liguloidea* und *A. foliacea*, wie in so manchem andern Merkmal, in bezug auf die Ausbildung der Vagina Übergangsglieder zwischen Cestoden und digenetischen Trematoden bilden. Es kann übrigens auch eine Verzweigung des LAURERschen Kanals bei Distomeen vorkommen, allerdings eine accidentelle, ich meine den einmaligen Befund LOOSS' bei *Distomum tereticolle*, wo der LAURERsche Kanal in zwei Äste sich spaltet, die mit gesonderten Mündungen hintereinander an der Rückenfläche sich öffnen (14, S. 205, Taf. IV, Fig. 69). Doch will ich dieser wohl zufälligen Ähnlichkeit mit der gespaltenen, aber auf zwei Flächen mündenden Vagina von *A. liguloidea* weiter kein Gewicht beimessen. — Die physiologische Funktion der Vagina, den Begattungsmodus der digenetischen Trematoden, beabsichtige ich damit nicht in die Diskussion hineinzuziehen, in dieser Frage, denke ich, wird LOOSS, dem wir ein reiches diesbezügliches Beobachtungsmaterial verdanken, recht behalten. — Welchen Standpunkt man auch einnehmen will, der blinde Schlauch der Vagina, der unsre *A. liguloidea* auszeichnet (Vg^2), wird im Sinne der morphologischen Homologie mit einem Fragezeichen zu versehen sein. Immerhin scheint mir eine Deutung desselben als ungewöhnlich stark entwickeltes Receptaculum seminis, in diesem Fall freilich ein zweites, mehr Wahrscheinlichkeit für sich zu haben, als GOTOS Versuch, den in Rede stehenden Teil der Scheide mit dem Canalis vitello-intestinalis der Monogenea zu homologisieren (7). Zur Stütze der hervorgehobenen Deutungsmöglichkeit verweise ich auf das ungewöhnlich große, an den LAURERschen Kanal sich anschließende Receptaculum seminis bei *Distomum isoporum* nach LOOSS (14, Fig. 106, Taf. V *Rs*). Der blinde Schlauch ist in unserm Fall unverkennbar eine Fortsetzung und Erweiterung der Vagina. Das Receptaculum seminis der Digenea ist

aber auch, nach Looss, entwicklungsgeschichtlich ein Teil des Laurerschen Kanals (14, S. 207).

Die Embryonalentwicklung bis zur Bildung der zehnhakigen Lycophora — in dieser Bezeichnung folge ich dem Vorschlage Lühes, der damit die zehnhakigen Embryonen von *Amphilina* und *Gyrocotyle* den sechshakigen Oncosphären gegenüberstellt (15, S. 236) — spielt sich innerhalb des langen Uterus ab. Die jungen Eier, wie sie im Anfangsteil des Uterus in großer Menge angetroffen werden, sind von gestreckt ovaler Gestalt und messen 0,062 mm im längeren Durchmesser (Fig. 13, Taf. XXXV). Ihre chitinige, durchsichtige und resistente, relativ dicke Schale erscheint charakterisiert durch die Gegenwart eines knopfartigen Gebildes von poröser Struktur an dem einen Pol des Eies. Der die Mitte des Eies einnehmenden Keimzelle (*Eiz*) liegen oben und unten eine Anzahl Dotterzellen, etwa je vier bis sechs, an (*Dttz*). Die erste Furchung ist allem Anschein nach eine äquale. Über die weiteren Vorgänge der Entwicklung kann ich leider infolge des ungenügenden Erhaltungszustandes der Zwischenstadien nichts von Bedeutung berichten.

Viel Interesse dagegen bieten die reifen Eier des Uterus, welche die großen, mit zehn Haken bewaffneten Embryonen enthalten. Die ganze Hauptmasse des Fruchthalters ist mit solchen Eiern gefüllt, und der Umstand, daß ihr Erhaltungszustand viel besser war als derjenige der jungen Stadien — wahrscheinlich infolge von geringerer Resistenz der äußeren Umhüllung —, hatte mir erlaubt, den Bau der Embryonen genauer zu studieren. Die reifen Eier haben ovale Gestalt, ihre Größe beträgt im längeren Durchmesser 0,176 mm (Fig. 14 und 16). Eine Eischale hebt sich zwar nicht mit der Deutlichkeit ab, wie das auf jüngeren Stadien der Fall ist. Indessen kann man die Eischale, an welche der Inhalt des Eies bald mehr, bald weniger angepreßt erscheint, in vielen Fällen an dem charakteristischen, oben erwähnten knopfartigen Gebilde wiedererkennen (Fig. 16). Die Schale erfährt somit während der Entwicklung des Eies eine sehr bedeutende Dehnung: die Längsdurchmesser des jungen bzw. des reifen Eies verhalten sich wie 1 : 2,5, und die Größendifferenz ist aus den Fig. 16 und 16*a*, beide bei gleicher Vergrößerung entworfen, zu ersehen. Auf das analoge starke Wachstum des Eies und Dehnung der Eischale bei *A. foliacea* hatte schon Salensky aufmerksam gemacht, die gleiche Erscheinung findet sich auch bei verschiedenen Trematoden. — Die Körperbedeckung des Embryo wird von einem flachen Epithel, ohne erkennbare Zellgrenzen, mit eingestreuten länglichen Kernen gebildet (Fig. 16 und die folgenden). Wenn

auch die unmittelbar darunter gelegene Körperschicht wenig Selbständigkeit in ihrer Abgrenzung aufweist, so bin ich doch nicht geneigt, anzunehmen, daß das Epithel des Embryo die Hautschicht der späteren Larve oder gar des geschlechtsreifen Tieres abgeben dürfte. Ich glaube, daß die in Rede stehende Körperbedeckung ein Homologon der epithelartigen Hautschicht darstellt, welche frühzeitig in der Entwicklung von Cercarien auftritt, gleichfalls aber als ein vergängliches Gebilde sich erweist. Nach H. E. ZIEGLER »entspricht die äußere Zellenschicht der Cercarien (offenbar) dem Flimmerepithel der aus dem Ei schlüpfenden Trematodenlarve; sie entspricht ferner höchstwahrscheinlich dem Flimmerepithel der Flimmerlarve des *Bothriocephalus*, sowie in der Embryonalentwicklung der Tänien derjenigen Schicht, welche die Embryonalschale erzeugt. In allen diesen Fällen ist diese Zellenlage vergänglich« (21, S. 39). An den Homologieverhältnissen zwischen dem Epithel unsres *Amphilina*-Embryo und der »couche chitinogène« der Täniaden, sowie dem flimmernden oder nichtflimmernden Mantel der Bothriocephalenlarven zweifle ich um so weniger, als beim *Amphilina*-Embryo dem Epithel nach außen — also zwischen diesem und der Eischale — da und dort längliche Kerne anliegen, um welche herum sich manchmal in Destruktion begriffene Plasmamasse beobachten läßt, sicher nichts andres, als ein Rest der äußeren embryonalen Hülle, welche dem gleichnamigen Gebilde bei Täniaden und Bothriocephalen entspricht (vgl. Fig. 17 und 19). — Leider kann ich über die Beschaffenheit der Hautschicht nach dem Ausschlüpfen des Embryo aus der Eischale nichts berichten. Bei *A. foliacea* ist bekanntlich nach SALENSKY das vordere Ende des Embryo auf seiner ganzen Oberfläche mit feinsten Flimmercilien bedeckt, welche als Bewegungsapparat der Larve dienen.

An dem einen Pol trägt der Embryo, wie schon erwähnt, einen Kranz von zehn stattlichen Haken, eine Bewaffnung, die auch der Larve von *A. foliacea* zukommt. Der Hakenkranz liegt symmetrisch in bezug auf die Sagittalebene des Embryo (Fig. 14), dagegen ist er nach der einen Fläche des Körpers (dorsalen oder ventralen?) schwach verschoben, somit in bezug auf die Längsachse des Eies in exzentrischer Position (Fig. 16). Die Haken sind nicht vollkommen gleichmäßig im Kranze verteilt, sondern — nicht immer deutlich erkennbar — zu fünf Paaren vereinigt, wobei an dem in der Medianlinie des Eies liegenden Paar die gegenseitigen Beziehungen besonders enge zu sein scheinen (Fig. 14). An den stark lichtbrechenden Haken, welche die Länge von 0,023 mm aufweisen, unterscheidet man einen mit knopfförmiger Auftreibung endigenden Stiel, ein eigentliches, stark gekrümmtes

Häkchen, sowie einen weniger regelmäßig gestalteten Fortsatz, welcher der Insertion der Muskeln dient (Fig. 15). — Die Zehnzahl der Haken hat der Embryo von *Amphilina* mit *Gyrocotyle* gemein, gegenüber der Sechszahl, welche die Embryonen aller übrigen Cestoden (einschließlich *Archigetes* und *Caryophyllaeus*) charakterisiert. Diesen Umstand benutzte bekanntlich LÜHE, gestützt auch auf andre Merkmale systematischer Natur, um *Amphilina* und *Gyrocotyle* als Cestodaria — im Gegensatz zu MONTICELLIs ursprünglicher weiteren Fassung der Gruppe — den echten Cestodes entgegenzustellen (14, S. 235, 236). Für den Embryo dieser enger umschriebenen Gruppe hatte LÜHE, wie erwähnt, den Namen Lycophora vorgeschlagen.

Besonders auffallend am Körper unsres Embryo sind mächtige, in geringer Anzahl vorkommende Drüsenzellen, wie solche nach SALENSKYS Beobachtung auch die Larve von *A. foliacea* auszeichnen. Schon bei Betrachtung des Eies ohne jede Präparation, oder nach bloßem Zusatz von etwas Pikrin- und Essigsäure, erblickt man zwei große, symmetrisch angeordnete, flaschenförmige Gebilde, welche das eine Paar der Drüsenzellen repräsentieren (Fig. 19). Die gegenseitige Lagerung der Drüsen kann nur auf Schnitten erkannt werden, welche infolge von specifischem Verhalten einzelner Drüsenarten gegenüber den Färbereagenzien, ein hübsches und abwechslungsreiches Bild gewähren. Die Zahl und Lage der Zellen wird aus Fig. 16 ersichtlich, welche die eine Hälfte (rechts oder links) eines durch sagittalen Längsschnitt geteilten Eies zur Darstellung bringt; die Zahl der Zellen ist somit in der Wirklichkeit eine doppelte. Durch vergleichendes Studium von Schnitten verschiedener Richtung erkennt man, daß der Embryo mit sechs Paar von großen, flaschenförmigen, einzelligen Drüsen ausgestattet ist, welche symmetrisch — die Zellen eines jeden Paares rechts und links verteilt — um die Sagittalebene angeordnet erscheinen, und an dem dem hakentragenden Pol gegenüberliegenden Körperende, alle dicht beisammen, ihre Ausmündung finden. Die Zellen sind in drei Arten vertreten, welche eignes Wahlvermögen den Farbstoffen gegenüber aufweisen, so daß bei Doppelfärbungen drei verschiedene Arten von je vier Zellen zu unterscheiden sind (in Fig. 16 z. B. weißlich, blau und rot). Die Zellen sind an Länge nicht alle gleich, im Gegenteil, es sind im großen und ganzen vier verschiedene Abstufungen der Länge zu konstatieren, wobei die kürzesten und längsten Zellen je ein Paar umfassen (in Fig. 16 weißlich), während die zwei vermittelnden Dimensionen auf je vier Zellen sich beziehen (in Fig. 16 blau und rot). Das ausgedehnteste Zellenpaar durchzieht den Embryo beinahe in seiner ganzen Länge

(Fig. 16). In dorsoventraler Richtung nehmen die Zellen in ihrer Gesamtheit beinahe die ganze Dicke des Körpers ein, und zwar kommen von den acht centralen Zellen zweimal je ein Paar übereinander zu liegen (Fig. 18 und 19). Die Stelle, wo die sich verengenden Teile der Drüsen, die Ausführungsgänge, zusammenkommen, um auszumünden, liegt nicht genau der Mitte der dorsoventralen Ausdehnung des Embryo entsprechend, sondern ist nach derjenigen Fläche zu, welche den Hakenkranz trägt, schwach verschoben (Fig. 18). Die Ausführungsgänge durchbrechen übrigens nicht, soviel ich mich überzeugen konnte, das oben besprochene Epithel der Larve, sondern treten nur an dieses heran — ein Umstand, welcher die Annahme der vergänglichen Natur der epithelartigen Hautschicht zu bekräftigen geeignet erscheint. — Von den drei Arten von Drüsenzellen ist die eine Art nur negativ gekennzeichnet und meistens darum nur schwer zu erkennen. Es sind vier Zellen, zwei zu vorderst gelegene und zwei, die am meisten nach hinten reichen, welche — im Gegensatz zu den zwei übrigen Zellenarten — ein schlecht erhaltenes, anscheinend in Flocken zerfallenes, wohl niemals dicht gewesenes und kaum tingierbares Plasma aufweisen und je einen stark färbbaren Kern beherbergen (in den Fig. 16, 17, 19, 20, 21 weißlich, flockig dargestellt). Die übrigen acht, central gelegenen Zellen bilden zwei durch ihr electives Verhalten den Farben gegenüber sich scharf unterscheidende Gruppen, indem die vier proximal gelegenen Zellen nach Behandlung mit Hämatoxylin (Delafield)-Bordeauxrot blau, nach Hämatoxylin-van Giesons Lösung karminrot und nach Hämatoxylin-Lichtgrün cyanophyceenblau tingiert werden, während die vier mehr distal reichenden Zellen nach den respektiven Färbemethoden bordeauxrote, bzw. leuchtend gelbe, bzw. grüngelbe Farbe annehmen (Fig. 18—22). Die Farbenkontraste sind in Wirklichkeit womöglich noch lebhafter, als es die Figuren zum Ausdruck bringen. An sich sind die genannten Farbenreaktionen für unsre Zwecke nicht von Bedeutung, interessant ist dagegen die Feststellung der Tatsache, daß im embryonalen Körper von *Amphilina liguloidea* Drüsenzellen von dreierlei Art vorkommen, wovon bei zwei Zellenarten specifisch verschiedener Charakter ihrer secretorischen Funktion, sich manifestierend in der electiven Tinktionsfähigkeit, wohl mit Sicherheit angenommen werden kann. — An Stellen, wo die beiden Zellenarten (blau und rot in Fig. 16) auf demselben Querschnitt nebeneinander vorkommen, nehmen im allgemeinen die distalen Zellen (rot in Fig. 17 und 18) einen Verlauf nach außen von den proximalen Zellen (blau). Zu äußerst, rechts und links, zieht die eng zusammengedrückte und darum oft schwer

zu erkennende Zelle mit flockigem, wenig färbbaren Plasma (Fig. 19 und 21). — Die acht centralen Zellen zeichnen sich durch den Besitz von dichtem, körnigen Plasma aus; in den distalen, mit Pikrinsäure bzw. Bordeauxrot sich färbenden Zellen ist die Zusammensetzung des Plasmas aus starken, lichtbrechenden Granula viel deutlicher ausgesprochen, als in den proximalen Zellen. Die im Verhältnis zur Größe der Zelle nicht umfangreichen Kerne sind entweder regelmäßig rund oder länglich und beherbergen meist einen großen, runden, sich stark färbenden Nucleolus, seltener mehrere kleine. Die Frage, ob die Drüsenzellen eigene Zellhaut besitzen, ist in positivem Sinne zu beantworten. Der Querdurchmesser der Zelle zählt durchschnittlich 0,025 mm. (Die zahlreichen Frontaldrüsen des Parenchyms beim geschlechtsreifen Tier messen je 0,039 mm in der Quere.) — Über die Zahl der Drüsenzellen im Embryo von *A. foliacea* äußert sich SALENSKY nicht im Text; aus seiner Fig. 39, Taf. XXXII (19) wäre zu entnehmen, daß diese Zahl, wie bei unsrer Art, zwölf beträgt.

Der mächtige, in anziehender Symmetrie verteilte Drüsenkomplex des Embryo dürfte wohl sicher mit dem reichen Frontaldrüsenbestand des geschlechtsreifen Tieres in Beziehung zu setzen sein. Allerdings nicht in dem Sinn, daß die wenigen großen Zellen des Embryo bloße Anlagen für die späteren Drüsenzüge sein sollten. Die kolbenförmigen Drüsen der Lycophora dürften eine eigne, ihrem Träger in bestimmter Lebensphase zugute kommende Funktion besitzen.

Für das Studium der Grundsubstanz des Embryonalkörpers, welche übrigens durch die mächtige Entwicklung der Drüsen sehr in den Hintergrund tritt, waren meine Präparate weniger geeignet. Ich kann nur berichten, daß dieselbe reich ist an relativ großen, stark chromatinhaltigen Kernen, welche im großen und ganzen keine Regelmäßigkeit in ihrer Anordnung erkennen lassen. — Im Zusammenhang mit der starken Bewaffnung des Embryo weist die hakenbewegende Muskulatur eine stattliche Entwicklung auf. Als Basis für den gesamten Hakenapparat dient, direkt unterhalb des von Haken eingenommenen Kegels gelegen, eine reiche Ansammlung von spindelförmigen, sich stark färbenden, mit chromatinreichen Kernen versehenen Zellen — wohl spezialisierte Zellen der allgemeinen Grundsubstanz —, eine Ansammlung, welche mit dem Alter der Uterineier immer deutlicher im Embryonalkörper sich abhebt und damit Beziehungen zu der späteren Hakenfunktion dokumentiert (Fig. 22). Die Muskulatur selbst baut sich in regelmäßiger Anordnung aus zwei Systemen von Zügen auf, den überwiegenden radialen und weniger zahlreichen tangentialen,

welche als Antagonisten das Spiel der Häkchen bewirken dürften. Die Einzelheiten entziehen sich leider der Beobachtung. — Die reihenförmige Anordnung von Parenchymkernen rechts und links von den Drüsen in Fig. 22, ist auf eine dichtere Ansammlung von Parenchymzellen in Begleitung der langen, am meisten distal reichenden Drüsenzellen mit flockigem Inhalt zurückzuführen.

An dem dem hakentragenden entgegengesetzten Pol des Embryo, in der Nähe der Drüsenausmündung, ist das Nervensystem gelegen (Fig. 20). Wenn der Hakenkranz in bezug auf die Frontalebene des Larvenkörpers nach der einen Seite verschoben ist, so liegt das centrale Nervensystem nach der entgegengesetzten Seite zu, also in Fig. 16, links von der Längsachse des Embryo. Es erscheint in Form einer starken transversalen Commissur, welche lateral nicht weiter zu verfolgende Fasern nach vorn und hinten ausstrahlen läßt. Das Nervensystem ist bei dem vorliegenden Erhaltungszustand der zarten Gewebe nur auf tangentialen Frontalschnitten zu sehen (Fig. 20), nicht auf Sagittalschnitten. Auf einem solchen (Fig. 16) würde die Commissur, im Querschnitt angetroffen, gerade in dem Winkel, welcher von der ersten kleinen Drüsenzelle mit flockigem Inhalt (weißlich in Fig. 16) und der unmittelbar darauf folgenden (blau) gebildet wird, einzutragen sein.

Der mit Nervensystem und Drüsenausmündung ausgestattete Pol der Lycophora wäre als der vordere, der hakentragende als der hintere zu bezeichnen. — Vielleicht sind diese Befunde nicht gleichgültig, um auch sonst Anhaltspunkte für die morphologische Orientierung der Oncosphären, für welchen Zweck COHN die Bewegungsrichtung im Gewebe des Wirtes verwertet (4), zu gewinnen.

Damit wären die Angaben, die ich über den Bau der interessanten Embryonen machen kann, erschöpft.

Es erübrigt nur noch, die Unterschiede hervorzuheben, die sich nach meiner Darstellung des Baues von *Amphilina liguloidea* den Beschreibungen DIESINGS und MONTICELLIS gegenüber ergeben. Die Unterschiede sind meist geringfügiger Natur und werden wohl zum Teil darauf zurückzuführen sein, daß erschöpfende Mitteilungen bei den genannten Autoren aus verschiedenen, sie völlig entschuldigenden Gründen, nicht zu finden sind. So lag MONTICELLI nur ein einziges, ungenügend erhaltenes Exemplar vor, das zum kleinen Teil auf Schnitten, vorwiegend aber in toto, in Glyzerin aufgehellt, studiert worden war. Demnach erachte ich die vorhandenen Differenzen als nicht ausreichend,

um eine Aufstellung von zwei Arten zu rechtfertigen. Auch ist es sehr unwahrscheinlich, daß bei demselben Wirt, an derselben Lokalität, zwei so durchaus nahe verwandte Arten vorkommen sollten. Der späteren Untersuchung größeren Vergleichsmateriales bleibt es vorbehalten, die hier angeführten Unterschiede, sei es durch Übergangsstufen auszugleichen, sei es, nach Feststellung ihrer Konstanz, schärfer zu präzisieren und systematisch zu verwerten. — Zunächst wäre zu erwähnen, daß die Diesingsche Fig. 25, Taf. I (6) das Tier in bandförmiger Gestalt reproduziert, woraus zu entnehmen ist, daß der Breitendurchmesser sich zum Längendurchmesser wie etwa 1 : 11 verhält. Auch Monticelli berichtet von seinem Exemplar: »ha corpo . . . nastriforme . . .« (16, S. 2). Bei meinen Exemplaren kommt vielmehr die blattförmige Gestalt zum Ausdruck, und das Verhältnis von Breite zur Länge ergibt sich wie 1 : 4 bis 1 : 5. — Ein starkes, saugnapfartiges Gebilde, wie es Diesing in Fig. 26 im vorgestülpten Zustand am vorderen Körperende zeichnet, habe ich an keinem der mir vorliegenden Exemplare beobachtet. — Der blinde Schlauch der Vagina erstreckt sich nach der Fig. 25 Diesings und nach Monticellis Beschreibung über ein Drittel der Gesamtlänge des Wurmkörpers, während ich dieses Verhältnis wie 1 : 6 konstatiere. — Der einfachen Ausmündung der Vagina auf der einen Fläche des Körpers steht in meinem Fall an allen vier Exemplaren vorgefundene Spaltung der Scheide in zwei Äste, sowie getrennte Mündung dieser letzteren auf der ventralen bzw. dorsalen Körperfläche gegenüber. — Die übrigen im Laufe der Darstellung jeweilen vermerkten Unterschiede scheinen mir weniger essentieller Natur zu sein.

Das Genus *Amphilina*, im Jahre 1858 von Wagener begründet, umfaßt zwei Arten: *A. foliacea* Rud. aus der Leibeshöhle von verschiedenen Arten von *Acipenser*, und *A. liguloidea* Diesing aus der Leibeshöhle von *Vastres Cuvieri* (= *Arapaima gigas*), Amazonenstrom. (Die von Salensky aufgestellte Species *A. neritina* ist nach Grimm auf das Vorkommen krankhaft veränderter Individuen von *A. foliacea* zurückzuführen [9, S. 215, 216].) Die Vertreter der beiden Arten zeigen weitgehende Übereinstimmung in der inneren Organisation, wodurch sich ihre Zusammengehörigkeit unzweifelhaft dokumentiert. Der allgemeine Habitus unsrer Tiere hingegen ist, trotz der wenig divergierenden Körperumrisse, ein verschiedener. *A. foliacea* wird gewöhnlich 5—20 mm lang angetroffen, Exemplare von 60 mm werden als »Kolosse« unter ihresgleichen bezeichnet (Grimm). Für *A. liguloidea* hingegen ist

die Größe von etwa 80 mm das Normale, und das bis jetzt beobachtete Maximum beträgt 117 mm. »Sehr undurchsichtigen Helminthen« bezeichnet WAGENER den Parasiten des Störs, seine Untersuchung deswegen als »höchst schwierig« (9, S. 245), und dies steht im Zusammenhang mit der relativ bedeutenden dorsoventralen Ausdehnung des Tieres. Unser brasilianischer Wurm hingegen fordert durch seine wunderbare Transparenz und Zartheit des Körpers eine Untersuchung geradezu heraus. Doch fehlt es auch in der äußeren Erscheinung nicht an übereinstimmenden Zügen. Ich erinnere an die netzförmige Zeichnung der Haut, durch regelmäßige, grübchenförmige Vertiefungen hervorgerufen — eine Eigenschaft, welche beide Tiere auszeichnet.

Wenn auch die Grundzüge des inneren Baues den gleichen Typus verraten, so wird in Merkmalen speziellerer Art der specifische Charakter ausgedrückt. Es seien hier nur die sicher zu präzisierenden Punkte genannt. Der Anordnung der Hodenbläschen in zwei seitlichen, scharf umgrenzten Linien bei *A. liguloidea* steht eine mehr zerstreute Verteilung derselben im Vorderkörper von *A. foliacea*, allerdings unter teilweiser Dokumentierung der paarigen Felder, gegenüber. Die Bewaffnung des Penis mit Haken, welche den Vertretern der letztgenannten Art zukommt, fehlt bei den brasilianischen Würmern, wie denn überhaupt die Ausmündung des männlichen Apparates in beiden Fällen verschieden organisiert ist. Die unregelmäßig gelappte Gestalt des Keimstockes von *A. foliacea* erscheint bei *A. liguloidea* durch Kugelform ersetzt. Der mächtige Blindschlauch der Vagina ist ein besonderer Besitz von *A. liguloidea*, der bei der andern Art gänzlich fehlt. Die Vagina mündet bei *A. foliacea* am Rande des Körpers, bei *A. liguloidea* ist die Mündung flächenständig. Die Schlingen des Uterus, in seinem letzten der Ausmündung zunächst gelegenen Schenkel, sind bei *A. foliacea* bedeutend in der Richtung der Transversalachse ausgezogen (WAGENER, COHN, HEIN), ein Verhalten, das in keinem Abschnitt des Uterus von *A. liguloidea* angetroffen wird. Zuletzt sei angeführt, daß das Ei von *A. foliacea* an dem einen Pol mit einem kurzen Filament ausgestaltet ist (das allerdings nach COHN kein permanentes Gebilde, sondern lediglich ein zufälliger Rest von der Schalenbildung her sein soll), während das Ei von *A. liguloidea* eine knopfartige Verdickung der Eischale, von poröser Struktur, aufweist. —

Amphilina stellt ein wahres Übergangsglied zwischen Trematoden und Cestoden dar. Die Charaktere der Trematoden sprechen sich aus im Bau des Muskelsystems und, speziell bei der uns vorliegenden Art, in der Gestalt des Ovariums, sowie in der Beschaffenheit der Vagina,

welch letztere geradezu als LAURERscher Kanal angesprochen werden kann. Mit Cestoden teilt *Amphilina* den Mangel des Darmes und die Hakenbewaffnung der Larve; weniger Bedeutung dürfte der Existenz von zahlreichen Hoden zuzuschreiben sein.

Bekanntlich hatte in neuester Zeit PINTNER sich dahin ausgesprochen, daß *Amphilina* wahrscheinlich eine geschlechtsreif gewordene Cestodenlarve sei, und zwar gestützt auf den Umstand, daß *Amphilina* nicht im Darmtractus ihres Wirtes, sondern in dessen Leibeshöhle die Geschlechtsreife erlangt (18). In dieser Annahme sah sich PINTNER bestärkt durch die Übereinstimmung zwischen den Frontaldrüsen der *Amphilina* und den entsprechenden Drüsensystemen der *Rhynchobothrius*-Larve. Ich bin geneigt, den PINTNERschen Gedanken als einen fruchtbaren anzuerkennen, und möchte in diesem Zusammenhang auf eine Tatsachenverkettung hinweisen, welche die hervorgehobene Auffassung von der Natur der *Amphilina* zu unterstützen scheint. Es gibt — in systematischer Beziehung von *Amphilina* nicht weit entfernte — Cestoden, welche im Larvenzustand, den sie in der Leibeshöhle von Süßwasserfischen zubringen, »nicht bloß zur vollen Größe heranwachsen, sondern auch Geschlechtsorgane bilden und diese so weit entwickeln, daß sie nach der Übertragung in den Darm ihrer definitiven Wirte, der fischfressenden Vögel, schon in kürzester Frist zur Reife kommen«, — ich habe hier R. LEUCKARTS Worte zitiert (12, S. 855). Es handelt sich um *Ligula* und *Schistocephalus*. Wie wäre es nun, wenn *Amphilina* diesen vor unsern Augen sich abspielenden Reifungsprozeß im larvalen Zustand, um einen Schritt weiter gebracht, in sich verkörperte? Und zwar im Zusammenhang mit der mangelnden Übertragung in einen definitiven Wirt — ein Umstand, der in Anbetracht der bedeutenden bis gigantischen Körpergröße der Fische, welche die beiden Arten von *Amphilina* beherbergen, keineswegs als ein bloßes Phantasieprodukt erscheint. Nach einem Stör oder gar nach einem *Arapaima gigas* wird nicht so leicht geschnappt, wie nach einem Weißfisch oder Stichling! — Ferner erwähne ich, daß SALENSKY einmal eine junge *Amphilina* im eingekapselten Zustande, in einer dicken Cyste, an der Peritonealhülle der Leber (Stör) gefunden hatte (19, S. 294). Und LEUCKART führt die Helminthenkapseln in der Leber von Fischen, die sonst *Ligula* und *Schistocephalus* beherbergen, auf encystierte Jugendformen dieser letzteren zurück. — Schließlich möchte ich zugunsten der PINTNERschen Ansicht auf die bedeutende Variabilität in der Körpergröße (innerhalb derselben Art) hinweisen — bei *A. foliacea* kommen allem Anschein nach geschlechtsreife Individuen von 5 bis 60 mm Länge vor, — ein Merkmal,

das nach meiner Meinung eher mit dem larvalen Charakter des Wurmes und beschleunigter Reifung dieses letzteren, als mit einer typischen Geschlechtsform sich vereinigen läßt.

Rom, Ende November 1907.

Literaturverzeichnis.

1. M. Braun, Vermes (Trematodes), in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. IV, Abt. Ia. 1893.
2. — Vermes (Cestodes), ebenda Abt. Ib. 1900.
3. L. Cohn, Zur Anatomie von Amphilina foliacea (Rud.). Diese Zeitschr. Bd. LXXVI. 1904.
4. — Die Orientierung der Cestoden. Zool. Anz. Bd. XXXII. Nr. 8. 1907.
5. K. M. Diesing, Systema helminthum. 1850. Vol. I.
6. — Neunzehn Arten von Trematoden. Denkschriften der Kais. Akademie der Wissenschaften, math.-nat. Klasse. Bd. X. Wien 1855.
7. S. Goto, Der Laurersche Kanal und die Scheide. Centralblatt f. Bakteriologie und Parasitenkunde. Bd. XIV. 1893.
8. O. Grimm, Zur Anatomie der Binnenwürmer. Diese Zeitschr. Bd. XXI. 1871.
9. — Nachtrag zu dem Artikel des Herrn Dr. Salensky usw. Ebenda. Bd. XXV. 1875.
10. W. Hein, Beiträge zur Kenntnis von Amphilina foliacea. Ebenda. Bd. XXVI. 1904.
11. A. Lang, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie und Histologie des Nervensystems der Plathelminthen. III. Mitteil. der Zoolog. Station zu Neapel. Bd. II. 1881.
12. R. Leuckart, Die Parasiten des Menschen usw. Zweite Aufl. Bd. I. 1886.
13. A. Looss, Ist der Laurersche Canal der Trematoden eine Vagina? Centralblatt f. Bakteriologie und Parasitenkunde. Bd. XIII. 1893.
14. — Die Distomen unsrer Fische und Frösche. Bibliotheca zoologica. Heft 16. Stuttgart 1894.
15. M. Lühe, Urogonoporus armatus etc. Archives de parasitologie. T. V. 1902.
16. Fr. Sav. Monticelli, Appunti sui Cestodaria. Napoli. 1892.
17. Th. Pintner, Studien über Tetrarhynchen nebst Beobachtungen an andern Bandwürmern. Sitzungsberichte der Kais. Akademie der Wissensch. in Wien. Math.-nat. Kl. Bd. CXII. Abt. I. 1903.
18. — Über Amphilina. Vortrag. Versammlung der deutschen Naturforscher und Ärzte in Meran. 1905.
19. W. Salensky, Über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Amphilina G. Wagener. (Monostomum foliaceum Rud.) Diese Zeitschr. Bd. XXIV 1874.
20. G. R. Wagener, Enthelminthica Nr. V. Über Amphilina foliacea mihi etc. Archiv für Naturgeschichte. Jahrg. 24, Bd. I. 1858.
21. H. E. Ziegler, Das Ectoderm der Plathelminthen. Verhandl. d. Deutsch. Zoolog. Gesellschaft. 1905.

Erklärung der Abbildungen.

Bedeutung der Abkürzungen:

Bfg, Befruchtungsgang;
Cb, Cirrusbeutel;
Dttg, Dottergang;
Dttst, Dotterstock;
Dttz, Dotterzelle;
Eiz, Eizelle;
H, Hoden;
Kmg, Keimgang;
Kmst, Keimstock;
Myobl, Myoblast;
N, Nerv;
P, Penis;
Prap, Propulsionsapparat am Vas deferens;
Prdr, Prostatadrüsen;
R.s, Receptaculum seminis;
Rss, Rüssel;
Rtr, Retractoren des Rüssels;
Sd, Schalendrüse;
Ut, Uterus;
V.d, Vas deferens;
Vg^1, Vg^2, Vagina (Vg^2, Blindschlauch).

Fig. 1 ist von Herrn F. Winter (Frankfurt a. M.) entworfen. Sämtliche übrige Abbildungen sind vom Verf. mit Hilfe des Abbéschen Zeichenapparates gezeichnet. Bei der Ausführung von Fig. 16—22 hatte Herr Zeichner J. Bardzki (Rom) mitgewirkt.

Tafel XXXIV.

Fig. 1. Ansicht des Wurmes in natürlichen Farben (nach einem in Formol konservierten Exemplar). × 2.

Fig. 2. Gesamtbild des Wurmes nach Totalpräparat. × 2.

Fig. 3. Ein Transversalmuskelbündel mit seinem Myoblast. Aus einem Flächenschnitt. × 900.

Fig. 4. Einzelne Drüsen bzw. Teile des Ausführungsganges vom Frontaldrüsenkomplex. Aus Flächenschnitten. × 300.

Fig. 5. Das hintere Ende des Wurmes, nach Totalpräparat. × 6.

Fig. 6. Der Zusammenhang der weiblichen Drüsen und Ausmündung der Vagina. Aus aufeinander folgenden Flächenschnitten kombiniert. (Teile des männlichen Geschlechtsapparates nicht eingezeichnet.) *XX*, die Verzweigungsstelle der Vagina. × 50.

Fig. 7. Ausmündung der gespaltenen (*XX*) Vagina mit zwei Öffnungen auf entgegengesetzten Körperflächen. Aus aufeinander folgenden Querschnitten kombiniert. × 58.

Fig. 8. Vagina, aus aufeinander folgenden Flächenschnitten kombiniert. × 58.

Tafel XXXV.

Fig. 9. Die vordere Körperspitze, nach aufeinander folgenden Flächenschnitten kombiniert. (Die Frontaldrüsenzellen und deren feine Ausführungsgänge sind nicht eingezeichnet.) × 33.

Fig. 10. Verlauf des Vas deferens bis zur Ausmündung an der hinteren Körperspitze. Aus Flächenschnitten. × 18.

Fig. 11. Der Cirrusbeutel mit Penis. Aus Flächenschnitten. × 58.

Fig. 12. Fragment des Dotterstockes. Nach einem Flächenschnitt. (Die Grundmasse des Dotterstockes ist schlecht erhalten. Die den Dotterstock begleitenden Längsmuskeln sind nicht eingetragen.) × 900.

Fig. 13. Junges Ei aus dem Uterus. Im Schnitt. × 900.

Fig. 14. Reifes Uterinei mit Lycophora. In toto. × 450.

Fig. 15. Einige isolierte Haken der Lycophora. × 1350.

Fig. 16. Reifes Uterinei mit Lycophora im Sagittalschnitt. Hämatoxylin-(Delafield)-Bordeauxrot. Die punktierten Linien geben Schnittrichtungen der Fig. 17—22 an. × 450.

Fig. 16*a*. Junges Uterinei. × 450.

Fig. 17. Reifes Uterinei mit Lycophora im schräg-frontalen Anschnitt. Färbung wie in Fig. 16. × 450.

Fig. 18, 19. Dasselbe in Querschnitten. Färbung wie in Fig. 16. × 450.

Fig. 20. Dasselbe im schräg-frontalen Anschnitt. Es ist das centrale Nervensystem getroffen. Hämatoxylin (Delafield) - Van Giesons Lösung. × 450.

Fig. 21. Dasselbe im Diagonalschnitt. Färbung wie in Fig. 20. × 450.

Fig. 22. Dasselbe. Teil eines Frontalschnittes. Färbung wie in Fig. 20. × 450.

Über die Morphologie und die Funktion der Kauwerkzeuge und über das Kopfnervensystem von Tomocerus plumbeus L.

III. Beitrag zur Kenntnis der Collembolen.

Von

Dr. R. W. Hoffmann,

Privatdozent für Zoologie und Assistent am zoologischen Institut der Universität Göttingen.

Mit Tafel XXXVI—XL und 18 Figuren im Text.

Inhaltsübersicht.

Einleitung.

Als ich, schon vor längerer Zeit, die Collembolen-Literatur durchmusterte, um mich über die Morphologie der Mundwerkzeuge dieser Formen zu unterrichten, war ich erstaunt, wie wenige eingehende Arbeiten ich über diesen Gegenstand vorfand. Und doch handelte es sich hier um eine Gruppe, die — wie alle Forscher übereinstimmend anerkennen — wegen ihrer vielen archaistischen Merkmale — zusammen mit den Thysanuren — an das untere Ende der Insektenklasse gesetzt werden muß, so daß man vom Studium ihrer Organisation und Entwicklung — abgesehen von wichtigen Tatsachen zur Beurteilung der Collembolen an und für sich — auch vielleicht interessante Aufschlüsse über die noch recht dunkle Stammesgeschichte der gesamten Insektengruppe erwarten dürfte.

Anfangs hatte ich die Absicht, sogleich die Mundwerkzeuge, als die phylogenetisch wichtigsten Organe, vergleichend embryologisch zu bearbeiten. Bald sah ich mich jedoch gezwungen, zunächst erst umfangreiche orientierende Studien am ausgebildeten Tier anzustellen, da, wie ich bald erkannte, nur eingehende Beschäftigung mit dem Objekt selbst ein hinreichendes Verständnis der hochkomplizierten Verhältnisse der Mundorgane verschaffen konnte. Bei diesen Studien ergab sich nun so viel Neues und Interessantes, daß ich mich bald dazu entschloß, sie zu einer besonderen Arbeit ausreifen zu lassen.

Bis jetzt verfolgt nur die verdienstvolle Arbeit FOLSOMS für *Orchesella cincta* ähnliche Ziele. Ich habe sie deshalb auch — wie die folgenden Blätter lehren werden — aufs eingehendste berücksichtigt. Sicher war gerade der Umstand, daß ich einen ziemlichen Teil meiner Resultate mit denjenigen FOLSOMS vergleichen konnte, für die Art und Präzisierung der Fragestellung in meiner Arbeit nicht ohne Bedeutung. In vielen Punkten bin ich allerdings in meinen weit ausgedehnteren und eingehenderen Studien zu ganz andern Ergebnissen wie der genannte Forscher gekommen.

Besondere Aufmerksamkeit habe ich sodann — im Anschluß an die Mundwerkzeuge — auch dem Kopfnervensystem geschenkt, das bisher nur von WILLEM an einigen Formen näher studiert worden ist. Auch hier ergab sich unerwartet viel Neues. — Zwei namentlich in physiologischer Hinsicht wichtige Organe — Epipharynx und Tentorium, von deren kompliziertem Bau man bisher kaum etwas Näheres

wußte[1], habe ich bereits in einer vorhergehenden Publikation ausführlich bearbeitet[2]. Daß ich die Ergebnisse gerade dieser beiden Organe vorweggenommen und separat publiziert habe, beruht auf rein äußeren Gründen. Meine vorige und diese Arbeit über Collembolen-Mundwerkzeuge gehören unbedingt zusammen; sie bilden ein organisches Ganze. Ich werde mich deshalb auch wiederholt auf erstere berufen und die Resultate, die sie enthält, als bekannt voraussetzen müssen. Die vorliegende Arbeit enthält hinsichtlich dieser Organe nur Nachträge.

Neben morphologischen Gesichtspunkten habe ich bei meinen Studien, wie erwähnt, auch stets die physiologischen Momente im Auge behalten. In lezterer Hinsicht handelt es sich für mich allerdings, mehr oder minder, um die funktionelle Bedeutung der einzelnen Organe, soweit diese aus ihrer Gestalt und Lage, ihrem Bau, sowie der Art und dem Verlauf (Insertion und Ursprung) der einzelnen Muskelzüge, die mit ihnen in Verbindung treten, zu ermitteln ist. Ich bin mir dabei vollauf bewußt geblieben, daß es manchmal sehr schwer ist, aus der Wirkung der an einem Organ inserierenden einzelnen Muskelelemente auf deren Gesamtfunktion zu schließen, da beispielsweise Synergisten-Gruppen nicht immer zweifellos als solche aus den morphologischen und Lageverhältnissen zu erkennen sind. In derartigen Fällen hieß es dann, den Wert der einzelnen Kombinationen gegeneinander abzuwägen. Daß bei einem solchen Verfahren Irrtümer mit unterlaufen können, ist natürlich möglich — aber bei welcher wissenschaftlichen Methode wären solche gänzlich ausgeschlossen! — In den meisten Fällen bieten jedoch schon Gestalt und Lage des Organs einen deutlichen Anhalt für seine Wirkung. — Eine experimentelle Nachprüfung am Objekt ist leider bei den Collembolen, infolge ihrer Kleinheit, geringen Widerstandsfähigkeit gegen äußere Einflüsse, sowie der verborgenen Lage ihrer Mundwerkzeuge bis jetzt so gut wie ausgeschlossen. Zum Vergleich mit den Resultaten meiner Studien habe ich vorwiegend die Collembolen-Literatur herangezogen[3]. Ich wollte es vermeiden, durch Eingehen auf die Verhältnisse andrer Insekten-

[1] Die Organisation des Epipharynx der Collembolen war bisher gar nicht näher bekannt; das Tentorium ist von Folsom überhaupt erst für die Gruppe entdeckt, jedoch in seinen Besonderheiten nur zum Teil erkannt worden.

[2] Hoffmann, Über die Morphologie und die Funktion der Kauwerkzeuge von *Tomocerus plumbeus L.* Diese Zeitschr. Bd. LXXXII.

[3] Ich habe selbst davon abgesehen, die Mundwerkzeuge der nahe verwandten Thysanuren zum Vergleich heranzuziehen, da ich über deren Morphologie und Phylogenie Spezialstudien anzustellen gedenke, bei welchen auch die Verhältnisse bei den Collembolen berücksichtigt werden sollen.

gruppen zu phylogenetischen Schlüssen zu gelangen, die durch meine späteren entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen widerlegt werden könnten. Ich verschob deshalb derartige Erörterungen bis zu meiner nächsten embryologischen Arbeit, die, wie ich hoffe, dadurch, daß sie mehrere Collembolen-Formen behandelt, auf breiterer Grundlage aufgebaut werden kann.

Topographie der Mundwerkzeuge.

Betrachtet man einen *Tomocerus*-Kopf von vorn, so sieht man, daß nur der kleinere Teil der Mundwerkzeuge von außen sichtbar ist (Fig. 1, Taf. XXXVI). Was man davon erblicken kann, gruppiert sich in einer breiten rhombischen Figur um den Mund herum. Sie liegt auf einer Fläche, die etwa horizontal zur Längsachse des Kopfes steht; nur ventralwärts ist sie etwas schief abgestutzt. Ihre Grenzlinien werden gebildet — oben von der Basis der Oberlippe, unten von dem unteren Rand des »Schildes« der Unterlippe und seitlich je von einer Mundfalte. Etwa in der Mitte des ganzen Komplexes liegt der Mund. Vollständig offen zutage tritt nur das Labrum und das Labium. Außerdem kann man bei scharfem Zusehen noch den Terminalteil der Glossa zwischen den beiden letzteren erkennen; sodann ständig den Palpus maxillaris, der infolge gewisser Einrichtungen, auf die ich später kommen werde, nicht viel zurückgezogen werden kann. — Diese Verhältnisse gelten für die Ruhelage. Im Zustand der Nahrungsaufnahme, sowie bei der Häutung, kommen noch andre Organteile an das Tageslicht. Dann hebt sich die Oberlippe, so daß auch ein Stück der Paraglossen sichtbar wird; sodann werden die Mandibeln und I. Maxillen vorgestoßen, von denen dann ebenfalls die Endteile nach außen treten.

Die an den Mund sich anschließende Mundhöhle kann genauer nur auf Schnitten studiert werden. Sie ist geräumig, doch nehmen die Kauorgane einen großen Teil ihres Lumens weg. Infolge dieses Umstandes bleibt nur ein relativ schmaler Raum für den Durchtritt der Nahrungssubstanzen übrig. Er wird dorsal begrenzt vom Epipharynx, ventral von den Paraglossen und seitlich von den Klauenteilen der Mandibeln. Die ganze untere Partie der Mundhöhle — es ist ihr weitaus größter Teil — wird eingenommen von dem Zungenapparat und den I. Maxillen, welche letzteren seitlich in je einer der von der Glossa und den Paraglossen gebildeten Taschen liegen[1].

[1] Diese Gesamtverhältnisse fand ich in keiner Collembolen-Arbeit hinreichend klargestellt, so daß ihr Verständnis bisher nur auf Grund eigner Studien am Objekt zu erlangen war.

An den oberen Teil der Mundhöhle schließt sich der zuerst nach oben, dann nach unten gebogene Pharynx an, der von ersterer durch den Pharynxdeckel abgeschlossen werden kann. Jener zeichnet sich durch reichliche Muskulatur aus, die ihm in ausgiebigem Maße gestattet, je nach Bedarf sein Lumen zu vergrößern oder zu verringern. Der Pharynx geht nach hinten in den Oesophagus über. Unter diesem endlich liegt das mit armartigen Bildungen nach vorn, hinten, oben und unten reichende Tentorium, das mannigfache Beziehungen zu fast allen übrigen Mundorganen eingeht.

Labrum und Epipharynx.

Siehe HOFFMANN, l. c. Hierher gehörige neue Tatsachen finden sich ferner im Kapitel »Mandibel«, »I. Maxille« und »Kopfnervensystem«.

Pharynx und Oesophagus.

Der Pharynx ist auf zweierlei Weise von der Mundhöhle ziemlich scharf abgegrenzt: Einmal dadurch, daß dort, wo er beginnt, die nahrungsleitende Cavität einen ganz andern Charakter annimmt und sich als besondere Röhre von der Mundhöhle loslöst und dann durch das Vorhandensein des sich quer über die Pharynxöffnung legenden Deckels, dessen Bau und Funktion ich an andrer Stelle schon beschrieben habe[1].

Was die Abgrenzung des Pharynx vom Oesophagus anbelangt, so ist sie eine weniger scharfe als die gegenüber der Mundhöhle; doch gibt es auch hier zwei Kriterien, die den Pharynx genügend charakterisieren, um ihn als besonderen Abschnitt erkennen zu lassen: Zunächst sein gegenüber dem Oesophagus weit bedeutenderer Umfang, der vor allem auf die erheblich mächtigere Ringmuskulatur zurückzuführen ist, und zweitens das Auftreten von Dilatatoren, deren Aufgabe es ist, den Pharynx zu erweitern und hierdurch gewissermaßen der Ringmuskulatur entgegenzuwirken[2].

In nachfolgendem will ich nur insoweit auf die Organisation der beiden Darmabschnitte eingehen, als ich Neues zu sagen habe oder andre Anschauungen als SOMMER und FOLSOM vertrete, die beide der

[1] l. c.

[2] Ein weiterer Unterschied zwischen Pharynx und Oesophagus besteht auch darin, daß der Pharynx dorsoventral abgeplattet erscheint, während der Oesophagus auf dem Querschnitt runde Gestalt hat, ja hinten eher zu seitlicher Abplattung (von rechts nach links) neigt.

Histologie dieser Darmabschnitte besondere Aufmerksamkeit geschenkt haben.

Der Vorderteil des Pharynx zeichnet sich durch die Besonderheit aus, daß hier die Dorsalpartie weiter nach vorn reicht als die Ventralpartie, und daß erstere überdies früher den histologischen Charakter des Schlundes annimmt als letztere. Beides ist auf das Vorhandensein des Deckelapparates zurückzuführen, der sich ja an der Bauchseite des Darmrohres befestigt und dessen Chitinwand sich noch hinter das eigentliche Verschlußstück erstreckt und hier als Lamelle die alleinige ventrale Wand des Pharynx bildet, die also — im Gegensatz zur Dorsalwand — einer Quermuskulatur entbehrt. Die dorsalen Quermuskeln schließen sich infolge dieses Verhaltens vorn nicht ventral zu einem Ring, wie dies im ganzen übrigen Verlauf des Darmes der Fall ist, sondern befestigen sich lateralwärts am Integument.

Wie schon beide vorerwähnten Forscher fanden, entspringen am Pharynx zwischen den Muskelringen oben und unten eine konstante Anzahl bestimmt angeordneter Muskelpaare, die als Dilatatoren die Erweiterung dieses Darmabschnittes zu bewerkstelligen haben. Es lassen sich bei *Tomocerus* drei Gruppen dieser Muskeln unterscheiden, die durch Stellung, Anordnung und Aussehen voneinander differieren. Zunächst dorsalwärts eine Gruppe von fünf Paaren, die am oberen Integument des Kopfes ihren Ursprung nehmen und sich zum vorderen dorsalen Teil des Pharynx begeben, wo sie zwischen dessen Ringmuskeln hindurchtreten, um sich an der Intima des Darmepithels zu befestigen. Die zweite Gruppe Pharynxdilatatoren ist dieser ersteren in gewisser Weise entgegengesetzt. Sie besteht aus sechs Paar langer Muskeln, die am vorderen Ende der Ventralfläche des Pharynx inserieren und ihren Ursprung am mittleren Tentoriumkörper nehmen, so daß sie fast vollständig parallel zur Pharynxachse verlaufen. Auf Querschnitten erkennt man, daß sie hierbei den Hohlraum passieren, den die untere Schlundcommissur mit dem Darm bildet. Eine dritte Gruppe von Dilatatoren befindet sich in einiger Entfernung hinter der erst erwähnten, in dem Zwischenraum zwischen dem vorderen Lappen der oberen Schlundcommissur. Sie besteht aus vier Paar Muskeln, die etwas schlanker als die übrigen erscheinen. Sie nehmen ihren Ursprung an den vorderen dorsalen Tentoriumarmen, dort wo diese sich nach ihrer Vereinigung bereits wieder in zwei kleinere Arme geteilt haben. (Die Muskeln jeder Seite entspringen also getrennt voneinander.)

Was den Oesophagus anbelangt, so habe ich für ihn nichts

Besonderes mitzuteilen. Er besitzt, soweit er im Kopf verläuft (und auch noch weiter nach hinten zu), an allen Stellen eine ziemlich gleichmäßige Beschaffenheit. Bezüglich weiterer Details verweise ich auf SOMMER und FOLSOM.

Ich muß mich nun zu meinen Vorgängern in der Erforschung dieser Organe wenden.

SOMMER hat die eingehendsten Studien über den Collembolen-Darm gemacht und — was besonders wichtig ist — am nämlichen Objekt wie ich. Er unterscheidet ganz richtig eine Mundhöhle (von deren Beschaffenheit und Organen er allerdings kaum eine Ahnung hat) und daran anschließend den Schlund (unsern Pharynx) und den Oesophagus.

FOLSOM scheint sich über diese Verhältnisse nicht recht klar geworden zu sein, denn merkwürdigerweise hält er den von mir als Mundhöhle charakterisierten Raum für den Pharynx, von dem er dann behauptet: »The pharynx is evaginated to form four deep pockets, two on either side. In the dorsal and ventral pair of pockets are situated respectively the mandibles and maxillae. The glossa and paraglossae are median in relation to the other mouth-parts. The lower wall, or floor, of the pharynx is the dorsal surface of the labium, and its upper or anterior wall is formed by the labrum.« Daß diese Auffassung irrig ist, geht schon aus der Tatsache hervor, daß in diesem Fall kein Raum für die Mundhöhle übrig bliebe, was FOLSOM, da er eine solche gar nicht erwähnt, tatsächlich anzunehmen scheint[1].

Was die für den Pharynxabschnitt gegenüber dem Oesophagus charakteristischen Dilatatoren anbelangt, so hat SOMMER sie ihrer Zahl und ihren Lageverhältnissen entsprechend beschrieben, doch gibt er für die beiden letzterwähnten Gruppen die Ursprungsstelle falsch an. Für die untere Gruppe findet er als Ausgangspunkt eine chitinisierte Sehne, die sich am Integument befestigt. Wir haben indessen gesehen, daß die Ursprungsstelle der Tentoriumkörper ist. — Die hintere dorsale Gruppe entspringt nach SOMMER vor dem Gehirn am Integument und spaltet sich dann in fünf (statt vier) Muskelstraten. — Wie wir wissen, bilden die vorderen dorsalen Tentoriumarme ihre Ursprungsstellen. Überdies gehen die Muskeln nicht von einer Stelle aus, sondern von zweien.

Was die diesbezüglichen Angaben FOLSOMS anbelangt, so differieren

[1] Wir werden später noch sehen, daß auch von einer Taschenbildung der Mundhöhle nicht gesprochen werden kann. Taschen, und zwar nur solche, die zur Aufnahme der I. Maxillen bestimmt sind, liefert allein der Zungenapparat.

sie ebenfalls mit den meinigen nach mehreren Seiten hin. — Ich will nur einen Punkt erwähnen und es im übrigen dem Leser überlassen, durch Vergleich unsrer beiden Arbeiten die Differenzen in bezug auf Zahl, Anheftungsart der Muskeln usw. festzustellen: Während FOLSOM ganz richtig für die Ursprungsstellen der unteren Dilatatoren den Tentoriumkörper angibt, läßt er die hintere dorsale Dilatatorengruppe, die er übrigens nicht als besondere von der vorderen trennt, von der dorsalen Körperdecke ausgehen.

Der Zungenapparat.

Der Zungenapparat ist ein sehr merkwürdiges, kompliziert gebautes Gebilde von schwer zu beschreibender Form, das sich durch etwa $^2/_3$ der Längsausdehnung des ganzen Kopfes zieht. Es tritt hierbei in Beziehung zu allen übrigen Mundorganen, gegenüber welchen es eine centrale Lage einnimmt. Dorsal von ihm liegt das Labrum und der Epipharynx, ventral die innere Fläche der II. Maxillen, lateralwärts je eine Mandibel und eine I. Maxille; an seinem Hinterende endlich das Tentorium. Mit allen diesen Organen hängt der Zungenapparat durch mehr oder minder feste Verbindungen zusammen: teils durch starke, aber elastische Chitinmassen, teils durch chitinisierte Membranen oder auch durch Muskeln. Oft besteht nicht nur eine Art der Verbindung, sondern es existieren zwei Arten oder alle oben erwähnten.

Als Ganzes genommen läßt sich am Zungenapparat ein rechteckiger vorderer Teil von plattenartiger Gestalt von einem hinteren, aus zwei schlanken beinartigen Gebilden bestehenden Teil unterscheiden; siehe Taf. XXXVI, Fig. 2 u. 3. Untersucht man den vorderen Teil näher, so findet man, daß er wiederum aus zwei parallel übereinander liegenden flachen Scheiben besteht (Fig. 3), die an den Seiten ineinander übergehen. Die obere Platte ist durch eine mediane Furche in zwei der äußeren Form nach ungefähr kongruente Hälften geteilt, die zusammen die Paraglossen bilden (Taf. XXXVI, Fig. 4). Die untere Platte hingegen ist unpaar und setzt sich nach hinten in die obenerwähnten beinartigen Anhänge fort; man bezeichnet sie als Glossa (Taf. XXXVI, Fig. 5).

Die **Paraglossen** erscheinen nur an ihrem vorderen Teil vollständig von ihrer Umgebung getrennt (siehe Taf. XXXVI, Fig. 6*a* u. 6*b*) nach hinten zu gehen sie in ihrer medianen Partie eine innige Vereinigung mit der Glossa ein (Fig. 6*c*); ja, hier kommt es sogar zu einer Verschmelzung der drei Innenräume[1]. Trotzdem bewahren die Para-

[1] Auf Taf. XXXVI, Fig. 6*c*, noch nicht eingetreten.

glossen bis zu ihrem Ende ihre Individualität, so daß man sie an jeder Stelle deutlich von der Glossa trennen kann. An ihrem Basalteil schlagen sie sich nach vorn in den Epipharynx um, der parallel zu den Paraglossen verläuft (siehe Taf. XXXVI, Fig. 3). Bezüglich der seltsamen Deckelbildung, die sich quer über die Pharynxmündung legt, kann ich mich hier kurz halten, da ich das Wesentliche schon in meiner letzten Arbeit über *Tomocerus* mitgeteilt habe. Ich beschränke mich also auf einige Ergänzungen.

Der Deckel kommt dadurch zustande, daß die inneren aufgekrämpten Ränder der Paraglossen an ihrem hinteren Teil miteinander verschmelzen und gleichzeitig in einem zur Paraglossenebene rechten Winkel nach oben abbiegen. Infolgedessen stellt der Deckel eine dachartige Bildung dar, deren Firstteil nach vorn und deren Hohlraum nach hinten gekehrt ist. Er liegt, wie Taf. XXXVII, Fig. 8 zeigt, im hinteren Teil der Epipharyngealrinne und quer über der Pharynxöffnung. Die eigentümliche dachartige Beschaffenheit des Deckels führt in Gemeinschaft der aufgekrämpten inneren Paraglossenränder zur Bildung zweier seitlichen Taschen, in welchen sich die Klauenteile der Mandibeln während der Ruhelage aufhalten, und zwar derart, daß die kauenden Flächen unmittelbar einander genähert sind, so daß sie sich zur Verkleinerung der Nahrung sofort treffen, wenn sie die Taschen verlassen und sich nach vorn bewegen (Fig. 8).

Betrachtet man die Paraglossen von der freien Oberseite (Taf. XXXVI, Fig. 4), so fällt eine leichte Asymmetrie beider Gebilde auf, die sich allerdings weniger auf die äußere Form als auf die einzelnen Teile des Organs erstreckt. Auf eine Beschreibung der diese Erscheinung verursachenden feineren Partien der Paraglossen — es handelt sich vor allem um zum Teil im Innern des Organs gelegene Leisten und Höcker — will ich hier indessen nicht näher eingehen, da ihnen funktionell und genetisch keine größere Bedeutung zukommt. Das Wesentliche läßt sich aus der Tafelfigur erkennen[1]. Hingegen darf ich an einigen

[1] Bemerkenswert ist, daß diese Asymmetrie auch bei andern Mundteilen zum Ausdruck kommt. So — wie ich gefunden habe — in starkem Maße beim Epipharynx (siehe Fig. 1, Taf. XXXIV meiner vorigen Arbeit über *Tomocerus*), wo überdies ein deutliches Überwiegen der rechten Seite gegenüber der linken (Beilbildung) nachzuweisen ist. Auch die rechte Paraglosse erscheint vor der linken dadurch etwas ausgezeichnet, daß sie vorn einen mit Borsten besetzten Wulst besitzt, der wohl beim Fressen in Beziehung zu dem erwähnten beilartigen Anhang des Epipharynx treten dürfte. Eine deutliche Asymmetrie zeigt sich ferner noch an den Mandibeln (bei diesen allein ist sie seit langem bekannt); indem hier die rechte Klaue fünf, die linke nur vier Zacken

gröberen Bildungen, die den Paraglossen zum Teil ihr eigentümliches Gepräge verleihen, nicht ohne einige erklärende Worte vorübergehen. Der innere Rand jeder Paraglosse ist — wie schon erwähnt — in den hinteren zwei Dritteln stark aufgeworfen; er ist überdies in der Mitte in weit nach außen verlaufendem Bogen ausgebuchtet. An letzterer Stelle findet sich eine größere Anzahl stark nach oben gerichteter Chitinzähne, die, von der größten Bogenbreite aus gerechnet, nach vorn und hinten etwas kleiner werden. Etwa von der Stelle an, wo die Zähnelung anfängt, beginnt auch die Verwachsung zwischen Paraglossen und Glossa. Sie erreicht ihren Höhepunkt an der Basis des Organs, an der ja die Innenräume aller drei Gebilde zu einer einheitlichen Höhle verschmelzen. Die Chitinzähne am inneren Rand der Paraglossen in Verbindung mit der von ihnen umschlossenen steilen Firstbildung der Glossa (siehe Taf. XXXVI, Fig. 4 und 6*c*) stellen, zusammen mit entsprechenden Teilen des Epipharynx, einen vorzüglichen Kauapparat dar, dessen Aufgabe ich schon in meiner vorigen Publikation besprochen habe.

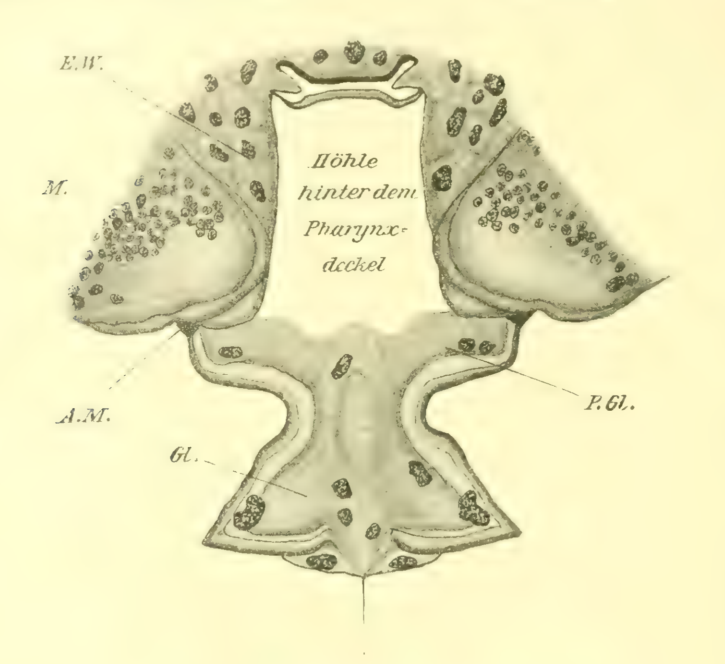
Hinter der Stelle, wo die chitinösen Teile der Oberwände der Paraglossen sich zur Bildung des Deckels vereinigen, hören beide Organe keineswegs auf. Ihre unteren Partien verlängern sich vielmehr noch eine ziemliche Strecke weit nach hinten, siehe Textfig. 1. Sie bilden hier die ventrale Wand einer Höhle, die seitlich von den nach hinten ausgezogenen und rein plasmatisch gewordenen Fortsetzungen der Epipharyngealrinne sowie je einem Stück der Mandibel begrenzt wird, während die Dorsalseite von der Ventralwand des Darmes gebildet wird. Gehen wir noch weiter nach hinten, so sehen wir, wie sich das Lumen der Höhle allmählich immer mehr verengt, indem die beiden Seitenwände der verlängerten Epipharyngealrinne immer näher zusammen rücken, um schließlich miteinander zu verschmelzen und eine kompakte Zellmasse zu bilden. Sie hebt sich schon an dieser Stelle scharf gesondert von dem Darme ab (siehe Textfig. 2). Gleichzeitig

---

besitzt, was also auch bei diesen Organen eine Bevorzugung der rechten Seite bedeutet.

Worauf die gesamte Asymmetrie dieser Mundteile zurückzuführen ist, läßt sich natürlich schwer sagen. Sie dürfte wohl zuerst von der Mandibel, als dem aktivsten und kräftigsten der drei Organe, ausgegangen sein, hier hervorgerufen durch kräftigere Betätigung des rechten Gebildes, was augenscheinlich auch eine größere Inanspruchnahme der rechten Epipharynxhälfte und der rechten Paraglosse zufolge haben mußte, wodurch auch bei diesen eine stärkere Ausbildung der fraglichen Seite veranlaßt worden sein mag.

ergibt sich eine Verschmelzung dieser dorsalen Zellmasse mit der ventralen des Zungenapparates, zunächst erst durch eine stielartige Verbindung (siehe Textfig. 2). Weiter nach hinten erscheint dann der ganze Zellkomplex zu einer einzigen Masse vereint. Im Innern der Zunge sondert sich deutlich ein großer paariger Ganglienknoten von den



Textfig. 1 (Vergr. etwa 312 ×).

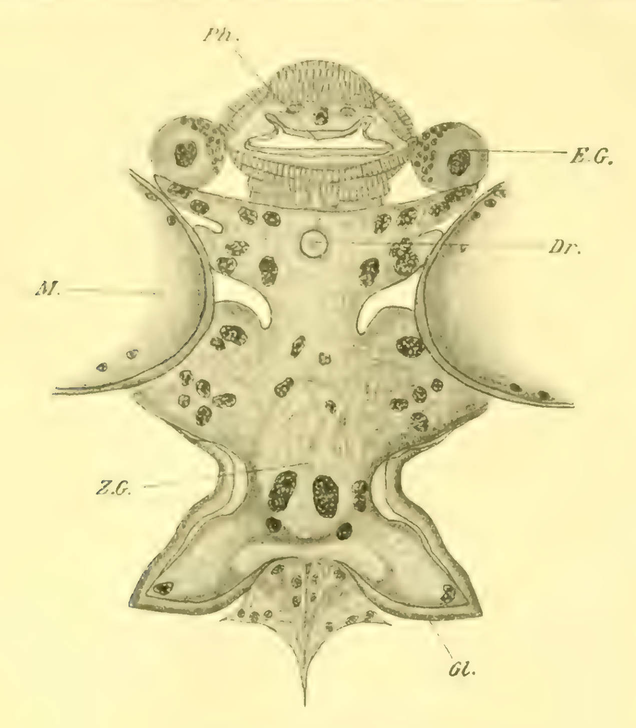
Schnitt durch den hinteren Teil des Zungenapparates. Querschnitt durch die hinter dem Pharynxdeckel befindliche Höhle. *A.M*, Articulationsstelle zwischen Mandibel und Zungenapparat; *E.W*, Epipharyngealwülste; *Gl*, Glossa; *M*, Mandibel; *P.Gl*, Paraglossa.

übrigen Gewebeteilen ab (siehe Textfig. 2 *Z.G*) (vgl. hiermit auch das Kapitel über das Kopfnervensystem).

Über die Bedeutung der hinter der Darmöffnung befindlichen Höhle kann man wohl kaum im unklaren sein. Sie hat die Aufgabe, dem gesamten Deckelapparat die Möglichkeit zu verschaffen, sich nach hinten zu begeben. Diese Bewegung vollzieht sich allemal dann, wenn feste Nahrungssubstanz in den Darm eintritt, da dies nur dadurch ermöglicht wird, daß der Deckel von der Pharynxmündung weg und nach hinten verlagert wird. Daß sich diese Bewegung auf den gesamten Zungenapparat überträgt, habe ich schon an andrer Stelle

erwähnt, ebenso daß hierdurch eine Art Kaubewegung zwischen den Paraglossen und dem Epipharynx zustande kommt.

An dieser Stelle möchte ich noch eine Bildung erwähnen, die wohl nicht ohne Bedeutung für die Mundorgane sein dürfte: Es handelt sich um eine kurze Röhre, die stets median in jenem Zelllappen auftritt, der



Textfig. 2 (Vergr. etwa 312 ×).

Schnitt durch den hinteren Teil des Zungenapparates. Querschnitt durch die Partie hinter dieser Höhle. *Dr*, Drüsengang; *E.G*, Epipharyngealganglion; *Ph*. Pharynx. *Z.G*, Zungenganglion. Buchstabenbezeichnung sonst wie bei Textfig. 1.

aus der hinteren Verlängerung der Epipharyngealrinne hervorgeht und weiter caudal mit dem Paraglossengewebe verschmilzt. Sie mündet mit weiter Öffnung vorn aus und verengt sich rasch in ihrem hinteren Teil, dessen Lumen auf Querschnitten konstant durch einen Secrettropfen verdrängt ist[1], so daß es den Anschein hat, daß wir es

[1] Einmal sah ich auf einem Querschnitt statt des verengten Kanals vier symmetrisch zur Mittellinie angeordnete Röhren, an deren Stelle auf dem nächsten Schnitt der unpaare mediane Kanal auftrat. — Auf einem andern Präparat wiederum sah ich im Cytoplasma zweier symmetrisch gelegener Zellen mit distinkten Zellgrenzen je einen deutlichen intracellulären Kanal.

hier mit einem Drüsenausführkanal zu tun haben, eine Auffassung, die durch die Tatsache eine Stütze erhält, daß die die Röhre umgebenden Zellelemente jene eigentümlich gelblich verblichene Farbe besitzen, die so oft bei secrethaltigen Zellen auftritt, wenn die HEIDENHAINsche Färbemethode zur Anwendung kommt. Ganz ähnliche Bilder erhält man z. B. auf Querschnitten durch die Drüsenkanälchen der alveolären Kopfdrüsen von *Tomocerus* (siehe HOFFMANN Nr. 5). Zu welchem Typus diese Drüse zu rechnen ist, wage ich hier nicht zu entscheiden. Auf ihre Bedeutung scheint mir der Umstand ein Licht zu werfen, daß sie mit weitem Lumen in die auf Textfig. 1 dargestellte Höhle einmündet, die ihrerseits mit dem zwischen Epipharynx und den Paraglossen gelegenen Raum kommuniziert, also einem Ort, den die Nahrungsstoffe passieren müssen und wo sie verkleinert werden. Hieraus darf man wohl schließen, daß das Secret irgendwelche verdauende Eigenschaft besitzt, die der Nahrung, schon vor dem Eintritt in den eigentlichen Darm, eine für die Resorption günstige Beschaffenheit geben.

Die Glossa. Gegenüber den Paraglossen zeigt die Glossa eine relativ einfache Gestalt (Fig. 5, Taf. XXXVI). Sie liegt parallel zu den ersteren an der ventralen Seite des Zungenapparates. Von oben gesehen, wird sie fast vollständig von den Paraglossen bedeckt; nur seitlich ragen zwei Partien über sie hinaus (siehe Fig. 4 *Gl*). — Im Gegensatz zu den Paraglossen ist die Glossa eine einheitliche Bildung von strenger Symmetrie. Ihr eigentlicher Körper besitzt, was sofort von der Ventralseite zu erkennen ist, eine gedrungene Biskuitform. Vorn, seitlich ist er sanft abgerundet; weiter nach hinten erhebt er sich in der Mitte dachartig. Die Einzelheiten gehen wohl am besten aus Fig. 5 hervor. Am Vorderteil des Organs befinden sich eine ganze Anzahl regelmäßig angeordneter Chitinborsten. Ich glaube, daß sie ebenso wie die starken Borsten des Labrums, Sinneseindrücke vermitteln — vielleicht Geschmacks- oder Tastempfindungen. Es ist mir indessen nicht gelungen, irgendwelche zu ihnen hinführende Nervenelemente nachzuweisen, was natürlich gegen deren Vorhandensein nichts beweist, zumal der obere Teil des Glossagewebes sehr zarter Natur zu sein scheint, da er häufig von den Chitinteilen losgelöst und zerstört gefunden wird. Auch der dorsale freie Teil der Glossa zeigt mannigfache Differenzierungen, die ähnliche Bedeutung wie die ventrale Partie haben dürften (siehe Taf. XXXVI, Fig. 7).

Das Innere der Glossa wird von einem Gewebe erfüllt, das merkwürdigerweise nur in seinem hinteren Teil Kerne führt, die hier oft

in sehr regelmäßiger Weise angeordnet sind. Dies Verhalten kann nur so gedeutet werden, daß das Gewebe im oberen Teil der Glossa die plasmatischen Fortsätze von Zellen darstellt, deren eigentliche Körper im hinteren Teil des Organs zu liegen kommen. Es ist dies eine Erscheinung, die bei unsrer Form – wie wir noch sehen werden — bei einer ganzen Reihe von Organen zur Ausbildung kommt. — Außer den eben erwähnten plasmatischen Elementen erfüllen das Innere des Vorderteiles der Glossa noch spangenartige Chitinbildungen, die zum Teil von der ventralen nach der dorsalen Wand ziehen, und welche die Aufgabe haben, dem freiliegenden Glossateil eine gewisse Aussteifung zu geben (siehe Taf. XXXVI, Fig. 5, 6*a*—6*c* sowie Fig. 7). Ventralwärts vermittelt die freie Wand der Glossa die Befestigung des Zungenapparates an dem Labium. Es geschieht dies durch zwei genetisch zu den II. Maxillen gehörige Chitinmembranen, die sich von den Seitenteilen der Glossa aus nach der Mediane des Labiums hinbegeben, wo sie sich zu einer Lamelle zusammenlegen, welche die beiden Organhälften voneinander scheidet. In den vorderen Regionen des Kopfes schlagen sich die beiden Chitinhäute direkt nach außen in die Cuticula um, was auf eine gewisse Selbstständigkeit der beiden I. Maxillen an dieser Stelle hindeutet (s. Textfig. 1 u. 2, sowie Fig. 8, Taf. XXXVII). Die beiden nach hinten konvergierenden Linien auf Taf. XXXVI, Fig. 5 geben die Stellen an, von welchen aus sich die Membranen über die Glossa erheben. Man sieht daraus, daß am vorderen freien Teil der Glossa das Organ noch nicht mit den Membranen in Beziehung tritt (siehe auch die Fig. 6*a*—6*c*). Am hintersten Teil des Glossakörpers entspringen die Häute ganz dicht beieinander; ihre Vereinigung zu einer Membran findet hier fast unmittelbar unter der Glossa statt.

Nach hinten zu läuft der Glossakörper in zwei langgestreckte, winkelig zueinander gestellte Äste aus, die wir — der Einfachheit halber — als Glossabeine bezeichnen wollen (Fig. 2 *Gl.B*). Sie gehen distal je in eine fußartige Verbreiterung über, den »Glossafuß« (*Gl.F*), an dem man einen der Mittellinie genäherten Fersenteil (*F*) und eine nach außen gerichtete Zehenpartie (*Z*) unterscheiden kann. An seiner Basis stellt der feste Teil des Beines eine an der Außenseite nach oben umgeknickte Chitinplatte dar, in deren dorsaler Cavität die Matrixschicht liegt. Weiter nach hinten geht sie in eine seitlich komprimierte Röhre über, die sich distal zu dem auf Fig. 9, Taf. XXXVII abgebildeten flachen Gebilde verlängert, das jederseits die Verbindung der Glossa mit dem hinteren Teil des Kopfes vermittelt.

An den Glossabeinen befestigt sich nun eine große Anzahl der

verschiedensten Muskeln. Die meisten benützen letztere nur als Ursprungsstelle. Solche Muskeln sollen erst später in Gemeinschaft mit den Organen besprochen werden, an denen sie inserieren. Andre jedoch sind recht eigentlich als Glossamuskeln zu bezeichnen, da ihre Aufgabe darin besteht, die Zungenbeine im hinteren Kopfraum zu verschieben, was allerdings wieder sekundär eine Wirkung auf die Lageverhältnisse aller jener freibeweglichen Mundorgane ausüben muß, die auf irgend eine Weise mit den beweglichen Glossateilen in Verbindung stehen. Auf sie wollen wir jetzt kurz eingehen.

Es sind drei Arten von Bewegungen der Zungenbeine, welche die Glossamuskeln vermitteln. Die eine Art besteht in einer Annäherung der Füße untereinander; die zweite besorgt ihre Verlagerung in die Nähe der dorsalen, die dritte in die der ventralen Kopfwand. Der ersterwähnte Vorgang wird durch ein unpaares Muskelband bewerkstelligt, das sich zwischen den beiden Fersenteilen ausspannt (siehe Taf. XXXVII, Fig. 9 *Ad.p.gl*), wobei ihm vorwiegend zwei bolzenartige Verlängerungen an ersteren als Insertionsstellen dienen (siehe Fig. 15 *a* u. *b*, Taf. XXXVIII den Zapfen unterhalb der Ferse, *F*). Eine gewisse Stütze erhält das Band ferner durch einen feinen Chitinstrang, der sich in seiner Längsrichtung zwischen den hinteren Tentoriumteilen ausspannt (Fig. 9 *Ch.str*). Wahrscheinlich heftet es sich an ihm auch in der Mitte fest. Darauf scheint mir wenigstens die Tatsache hinzuweisen, daß die anisotrope Substanz des Muskels von hier aus nach den beiden Seiten in entgegengesetztem Sinne angeordnet ist. Ein Zurückkehren der Füße in die alte Lage wird zum größeren Teil, bei Erschlaffung des Muskels, durch die Elastizität des Chitinskelets bewirkt. Unterstützt wird diese Ausgleichbewegung jedoch noch durch je einen schlanken Muskel, der sich lateral von der Anheftungsstelle des Adductor p. gl. am Fuße anheftet und schief zur seitlichen Kopfwand und zu den chitinisierten Drüsengängen der großen tubulösen Kopfdrüsen nach hinten hinzieht, an deren Wand er vornehmlich seinen Ursprung nimmt (s. Taf. XXXVII, Fig. 10 *Abd.p.gl.*). Außer in seitlicher Richtung können die Zungenfüße nun noch — wie oben erwähnt — nach dorsalwärts und ventralwärts verschoben werden.

Zu diesem Zweck befestigen sich am Fersenteil des Glossafußes jederseits zwei antagonistisch wirkende Muskeln (s. Fig. 11, Taf. XXXVII *L.p.gl* (*I* und *II*), sowie *D.p.gl*, die teils ihre Insertion an dessen Verbreiterung (Fig. 9 *D.p.gl*), teils an dessen stiftförmigem Teil und einer von ihm ausgehenden Chitinmembran (siehe die Levatoren und Depressoren von Fig. 11) nehmen. Der Levator pedis glossae besteht, wie

Fig. 11 zeigt, aus zwei hintereinander gelegenen, in der Mitte gespaltenen Ästen, die man für zwei gesonderte Muskeln ansehen müßte, wenn sie nicht dieselbe Ursprungs- und Insertionsstelle hätten. In Verbindung mit dem hinteren Ast (*L.p.gl. II*) tritt ein Tentoriummuskel (*Ret.tent*), (der sich wahrscheinlich ehedem von ihm abgespalten hat), auf den ich später beim Kapitel Tentorium zurückkommen werde.

An ihrer Ursprungsstelle an der Kopfwand zeigen die Muskeln die uns schon bekannte faserbüschelige Differenzierung, die sich bei den Levatoren, ehe sie in die eigentliche contractile Substanz übergeht, zunächst in eine Chitinsehne fortsetzt.

Der Zungenapparat der Collembolen wurde bisher nur von wenigen Forschern etwas genauer studiert. Dies ist nicht nur deshalb zu bedauern, weil er — wie wir gesehen haben — in morphologischer und physiologischer Beziehung von hoher Wichtigkeit für die Mundorgane ist, sondern auch weil seiner Homologisierung mit Freßapparaten andrer Insekten noch immer manche Schwierigkeit entgegensteht[1]. Die meisten Autoren begnügen sich mit der einfachen Feststellung des Vorhandenseins unsres Gebildes, oder geben höchstens eine sehr ungenügende Abbildung davon (v. Olfers, Lubbock, v. Stummer-Traunfels, Prowazek, Willem), aus der man sich keine rechte Vorstellung von seinem Aussehen, noch weniger seinen Beziehungen zu den übrigen Organen machen kann. Der erste, der sich genauer mit dem Zungenapparat eines Collembolen (*Tomocerus vulgaris*) beschäftigt hat, ist Tullberg. Auf ihn wird denn auch von allen neueren Autoren wieder und wieder verwiesen. Er unterschied schon deutlich einen ventralen unpaaren Körper des Zungenapparates von einem dorsalen paarigen Teil, der sich an seiner Basalfläche in den Epipharynx umschlägt. Seine Umrißzeichnungen (Fig. 17 u. 20, Taf. IV) treffen im großen und ganzen das Richtige, wenngleich sie auch noch nicht den Zusammenhang zwischen der Glossa und den Paraglossen erkennen lassen. Ebenso ist sich Tullberg über die Lageverhältnisse des Zungenapparates in bezug auf die übrigen Mundorgane

[1] Dies geht auch schon aus den mannigfachen Bezeichnungen hervor, die für das ganze Organ und seine Teile in Vorschlag kamen. Ich lasse mich auf diese Frage hier nicht näher ein, weil ihre Behandlung nicht ohne phylogenetische Erörterungen vonstatten gehen könnte, die ich ja, wie ich schon erwähnt habe, in dieser Arbeit vermeiden möchte. Die beiden von mir angewandten Bezeichnungen (Glossa und Paraglossae), die ich mir aus der ersten Arbeit Folsoms zu eigen machte, sollen auf keine definitive Stellungnahme in der erwähnten Kontroverse hinweisen.

mit Ausnahme des Tentoriums, das erst später von FOLSOM entdeckt worden ist) ziemlich klar.

Sonst hat nur noch FOLSOM dem Zungenapparat größere Aufmerksamkeit geschenkt. Der groben äußeren Form nach scheint er sich, nach seinen Bildern zu schließen, bei *Orchesella cincta* ganz ähnlich wie bei *Tomocerus plumbeus* zu verhalten; im einzelnen, und das gilt besonders für die Glossa, weicht er allerdings beträchtlich davon ab. Leider erfahren wir weder etwas über die Asymmetrie der Paraglossen, noch über ihre interessanten Beziehungen zu dem Epipharynx. Da der Autor den Pharynxdeckel nicht gefunden hat, so konnte er natürlich auch nicht auf den durch letzteren erzeugten Schluckmechanismus kommen. Sodann finde ich nirgends eine Angabe über die morphologisch so interessante Verbindung der Glossa mit dem Labium.

In Hinblick auf eine besondere Bildung an der Unterseite der Glossa von *Orchesella* (»a median dorsal groove . . ., in the course of which occurs what appears to be an opening into the interior of the glossa«) wirft FOLSOM die Frage auf, ob dieses Organ nicht drüsiger Natur sein möge; vielleicht sprächen hierfür auch die großen Kerne an der Basis der Glossa. Anderseits erscheint ihm diese Annahme wieder sehr zweifelhaft, wenn er erwägt »that the central cavity of the glossa is undoubtedly a part of the general body cavity«. Gerade dieses letztgenannte für ihn schwerwiegende Gegenargument ist indessen hinfällig, da tatsächlich der Hohlraum des Zungenapparates gegenüber der Kopfhöhle abgeschlossen erscheint, wie man schon aus Fig. 8, Taf. XXXVII erkennen kann. Ich muß bekennen, daß ich ebenfalls einen Augenblick die Möglichkeit der drüsigen Natur der Glossa erwog; zumal als ich Querschnitte durch letztere, wie den in Fig. 6*c* abgebildeten, sah, auf dem offenbar ein Kanal mit deutlichem Lumen durch die plasmatischen Teile des Organs zieht. Da sich an letzterem jedoch keinerlei Wandung nachweisen läßt, ebensowenig wie seine intracelluläre Herkunft, so kam ich bald von dieser Ansicht zurück. Eine Öffnung auf der ventralen Seite der Glossa fehlt übrigens bei *Tomocerus*. — Was schließlich die Glossabeine anbelangt, so hat sie FOLSOM richtig abgebildet und beschrieben und auch ihre Beziehungen zur I. Maxille, wie wir noch sehen werden, der Wirklichkeit entsprechend dargestellt; ihre ganze hoch interessante Muskulatur hingegen, die sie einerseits zu Eigenbewegungen befähigt, anderseits in direkte Beziehung zum Tentorium bringt — hat er wie alle andern Forscher vollständig übersehen.

Zum Schluß muß ich noch der sehr merkwürdigen Vorstellung

gedenken, die sich v. OLFERS von der Funktion und Gestalt des Zungenapparates der Collembolen macht. Auf seiner sehr primitiven Abbildung des Zungenapparates von *Orchesella fastuosa* sieht man nämlich die Paraglossen an ihren Terminalteilen weit auseinander treten, so daß sie den Eindruck einer geöffneten Schere machen. In der Tat hält auch dieser Forscher die beiden Organe für etwas ähnliches, nämlich für zwei gegeneinander bewegliche Laden. Offenbar ist der Irrtum darauf zurückzuführen, daß bei der Präparation des fraglichen Objekts der vordere Teil der wandfesten Bildung zwischen der Glossa und den Paraglossen zerstört und hierdurch eine Verlagerung der letzteren nach der Seite ermöglicht wurde. Von »der sehr ursprünglichen Bildung des dritten Kieferpaares«, die sich nur bei der Gruppe der *Apterygogenia* findet — wie KOLBE meint —, kann also wohl kaum die Rede sein[1].

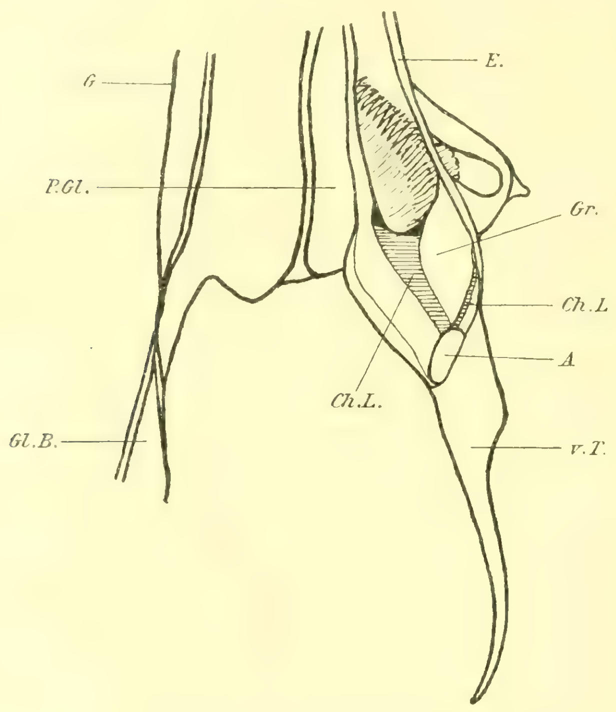
Das Tentorium[2].

Wie ich in meiner vorhergehenden Arbeit schon angegeben habe, bestehen die vorderen Tentoriumarme aus einer stabartigen, im Innern hohlen Chitinbildung, die peripher von einem Zellmantel — der Matrixschicht des Stabes — umgeben ist. Trotz ihrer Verwachsung mit dem Zungenapparat läßt sich doch deutlich die Selbständigkeit der vorderen Tentoriumarme gegenüber dem ersteren nachweisen. In der Gegend der Vereinigung von Zungenapparat und Arm tritt der Stab an die Oberfläche des letzteren, wobei er sich gleichzeitig verbreitert und verdickt. Sein Endteil hat die Form einer länglich ovalen Keule. Siehe Textfig. 3 *A*. (Vergleiche hiermit auch den schönen Frontalschnitt meiner II. Mitteilung über *Tomocerus*, Taf. XXXIV, Fig. 3.) Wie aus Totalpräparaten (siehe Textfig. 3) hervorgeht, liegt diese Endkeule an der Grenze von Epipharynx und den Paraglossen, und zwar am hinteren Teil des Winkels der Umschlagstelle, inmitten einer Grube, die von der rückwärtigen Fortsetzung der einander zugekehrten Chitinblätter dieser Organe gebildet werden. Die keulenförmige Verdickung dient der Mandibel als Articulationspunkt. Die Grube selbst aber ist zur Aufnahme dieses Organs bestimmt (Taf. XXXVIII, Fig. 12). Da die chitinösen Membranen, welche die Wände der Grube darstellen, mit den äußeren Teilen der Mandibel verwachsen (siehe ebendort), so

[1] Die hier in Frage kommende Abbildung findet man bei KOLBE, S. 215, Fig. 129 reproduziert. Die Originalabbildung zu erhalten war mir nicht möglich, da die v. OLFERSsche Dissertation bei den Bibliotheken nur ohne Tafeln zu haben ist. Wo letztere sich zurzeit befinden, habe ich nicht ermitteln können.

[2] Siehe die Bemerkung in der Einleitung.

wird auf diese Weise letztere in einer bestimmten Lage und in der Nähe des vorerwähnten Articulationspunktes gehalten. Eine gewisse Stütze erlangt der vordere Endteil der Arme noch durch eine Chitinleiste, die sich vom hinteren Teil der Keule nach der Basalgrenze der Grube begibt, wo sie mit einer Verbreiterung endigt (*Ch.L*, Textfig. 3). Eine



Textfig. 3 (Vergr. etwa 312 ×).

Seitliche Ansicht der chitinösen Teile der vorderen Tentoriumarme und der hinteren Partie des Zungenkörpers. *A*, Articulationspunkt für die Mandibel; *Ch.L*, Chitinleiste; *E*, Epipharynx; *G*, Glossa; *Gl.B*, Glossabein; *Gr*, Grube zur Aufnahme der Mandibel; *P.Gl*, Paraglossa; *v.T*, vorderer Tentoriumarm.

ähnliche, aber schwächere Leiste befindet sich am oberen Wandteil der Grube; sie tritt mit gewissen stützenden Teilen des Epipharynx in Beziehung.

Aus diesem und bereits an andrer Stelle Gesagten lassen sich demnach drei Aufgaben für die vorderen Tentoriumarme ableiten: Sie dienen zur Fixierung des **Tentoriums** vorn (und zwar am Zungenapparat und am Epipharynx). Sie bilden die Ursprungsstelle wichtiger Muskeln. Sie liefern die Dreh- und Stützpunkte für den vorderen Teil der Mandibeln. Erwähnt

sei schon hier, daß zwei weitere Stützpunkte der Mandibeln an ihrer Ventralseite etwas weiter nach vorn in der Gegend liegen, wo sich die große postoperculare Höhle befindet, und zwar in der Zone der stärksten Verbreiterung der Paraglossen. Sie stellen zwei stiftartige Erhebungen an den Seitenteilen der letzteren dar, welche in entsprechende Vertiefungen der Mandibeln hineinpassen (siehe Textfig. 1 *A.M*).

Nicht leicht zu verstehen, ohne plastische Figur[1], sind die Verhältnisse am hinteren Ende des Organs. Das sich hier befindende sechste Armpaar hat einen ganz ähnlichen Bau wie die mittleren dorsalen und ventralen Armpaare. Er befestigt sich hinten dorsal mit Faserbüscheln (Fig. 10 *Fa.B*, Taf. XXXVII; siehe auch Fig. 5, Taf. XXXIV meiner früheren Arbeit) an der Kopfwand. Gegen die Mitte sind die chitinösen Partien von je einem Muskel unterbrochen, so daß man den Anheftungsteil des Armes auch als Chitinsehne ansehen kann, und das um so mehr, als er gleichzeitig auch den beiden Ästen des Levator p. gl. als Ursprungsstelle dient (siehe die Fig. 10 und 11, *L.p.gl.* I und II und vergleiche hiermit die Fig. 5 meiner früheren Arbeit).

Die Muskeln der sechsten Armpaare müssen nun unbedingt als Retractoren des Tentoriums angesehen werden, da ihre Kontraktion, infolge der rückwärtigen Lage der Arme, zweifellos eine Verschiebung des ganzen Apparates nach hinten verursacht. Da jedoch das Tentorium durch die vorderen Arme an dem Zungenapparat befestigt ist, so muß sich dieser Zug zugleich dem letzteren mitteilen. Und da endlich die Insertionsstellen der sechsten Arme (bzw. die Chitinsehnen der Retractoren) höher liegen als der Treffpunkt der Arme, so wird die hieraus resultierende Bewegung des **Tentoriums** nicht nur in einer Retraktion, sondern auch in einer **Elevation** bestehen, was wieder von weittragender Bedeutung für sämtliche mit dem Tentorium in Beziehung tretende Muskelelemente sein dürfte. Hieraus und aus den Ergebnissen meiner vorigen Arbeit geht somit hervor, daß das von FOLSOM als starr angesehene Tentorium nicht weniger als drei Eigenbewegungen zu machen imstande ist: Es kann sich heben, senken und nach dem Kopfende hin begeben. Während die beiden erstgenannten Verschiebungen antagonistischer Natur sind, wird die Retraktion teils durch die Elastizität der Verbindungen des Tentoriums mit den

[1] Ich bin leider auch jetzt noch nicht dazu gekommen, die bereits in meiner letzten Arbeit versprochene erläuternde Figur des Tentoriums anzufertigen, werde jedoch schon in nächster Zeit das Versäumnis in einer kleinen Spezialpublikation nachzuholen suchen.

andern Kopfteilen, teils durch die Wirkung der Schwerkraft, welche den Apparat bei nachlassender Muskelkontraktion nach unten zieht, wieder ausgeglichen.

Die ersten Maxillen.

Es sind zwei lange, schmale Gebilde, die seitlich von dem Zungenapparat und ventral von den Mandibeln in dem Zwischenraum liegen, welcher die Glossa von den Paraglossen scheidet (siehe Taf. XXXVI, Fig. 3). Deutlich erkennt man an ihnen die drei Hauptabschnitte. Cardo, Stipes, Klauenteil (siehe Taf. XXXVIII, Fig. 13 *Ca*, *St*, *Kl*). Von dem Stipes wiederum geht der Palpus maxillaris ab (*Pa*). Wir wollen nun die einzelnen Abschnitte des Unterkiefers der Reihe nach besprechen, indem wir hierbei mit dem distalen Ende beginnen:

Der Klauenteil setzt unzweifelhaft einer Deutung große Schwierigkeiten entgegen, da wir es bei ihm mit stark modifizierten Verhältnissen zu tun haben, die schon darin zum Ausdruck kommen, daß zwei distinkt voneinander geschiedene Laden im ausgebildeten Zustande nicht ohne weiteres zu erkennen sind. Aus dem scherenförmigen Greiforgan, wie wir es beispielsweise bei den primitiven Orthopteren finden, wurde bei unserm Collembolen ein komplizerter, aus vielen Abschnitten bestehender Einschlagapparat[1]. Deutlich lassen sich für *Tomocerus* stets sieben gesonderte Hauptabschnitte am Maxillenkopf erkennen, die bisher von keinem Forscher völlig richtig angegeben worden sind. — Sie lassen sich in zwei Gruppen teilen: In solche, welche aus kompakteren Chitinmassen bestehen (Taf. XXXVIII, Fig. 14*a* und 14*b* *D. E. F. G*; und in solche, welche sich aus fiederförmigen Bildungen zusammensetzen (*A. B. C*)[2].

Über das Stück, welches man mit der äußeren Lade der niederen Insekten homologisieren soll, sind die wenigen Forscher, die sich mit dieser Frage auf Grund eigner Studien beschäftigt haben, im allgemeinen einig: man nimmt hierfür den massiven Teil *D* in Anspruch, dessen Spitze bei *Tomocerus* von zwei bis drei kräftigen Zacken gekrönt wird. Auch ich schließe mich dieser Ansicht an, für deren Richtigkeit die Lage und die Form dieses Teiles deutlich genug spricht. Nur Stummer v. Traunfels ist andrer Meinung. Er glaubt, daß die äußere Lade

[1] Bei *Anurida maritima* Guér. sollen allerdings zwei deutliche, voneinander abgesetzte Laden vorkommen.

[2] Hierzu kommt noch eine hyaline Platte, siehe Taf. XXXVIII, Fig. 14*a* *hy.Pl*, deren Bedeutung mir unklar ist. — Die Annahme Stummer v. Traunfels', daß die gefiederten Teile des Maxillenkopfes in ihrer Zahl variieren, ist sicher falsch; keinesfalls stimmt sie für *Tomocerus*.

bei den Collembolen gänzlich zurückgebildet ist. Gleichwohl zeichnet er auf seiner Fig. 8, Taf. I am Maxillenkopf von *Degeeria lanuginosa* einen Abschnitt (»*Kr*«), der unserm Stück *D* zweifellos entspricht, den er jedoch für einen Teil der inneren Lade hält.

Viel schwieriger ist die Auffindung der inneren Lade schon deshalb, weil hier die Verhältnisse für die einzelnen Formen mannigfach zu differieren scheinen. Allerdings sind sehr oft die Figuren der Autoren, welche Maxillenköpfe darstellen, zu ungenau, als daß man aus einem Vergleich mit ihnen Schlüsse ziehen dürfte. FOLSOM und WILLEM stellen dem als äußere Lade gekennzeichneten Teil alle übrigen Abschnitte als innere Lade gegenüber. Damit ist meiner Ansicht nach wenig gewonnen, denn schließlich ist doch ursprünglich die innere Lade ebensowohl ein einheitlicher Ast gewesen wie die äußere Lade. Es müßte also, sofern sich die Lacinia nachweisen ließe, irgend ein, wenn auch rudimentäres, Stück anzugeben sein, das diesem letzteren entspräche. Wenn auch die völlige Klarlegung dieser Verhältnisse erst der embryologischen Forschung vorbehalten sein dürfte, so denke ich doch, daß man schon auf anatomischem Wege durch einige Überlegungen zum Ziel gelangen kann. Ich glaube nun, daß für *Tomocerus* das Homologon der Lacinia allein in dem Abschnitt *G* zu suchen ist, und zwar aus folgenden Gründen: Präpariert man die einzelnen Stücke aus dem Organ frei, so hat man durchaus den Eindruck, daß die Teile *A*, *B* und *C* erst sekundär, durch besondere Gruppierung von Borsten, entstanden sind, daß hingegen *E*, *F*, *G* größere Chitinbildungen darstellen, an welchen nur an gewissen Stellen Borsten auftreten. Unter diesen drei Teilen müßte sich demnach das der Lacinia der übrigen Insekten zu homologisierende Stück finden. Nun liegt *E* für diese Annahme zu weit von *D* entfernt. Der kleine Teil *F* tritt nicht in unmittelbare Beziehung zu *D*, da sich zwischen beide Elemente die Fiederbildung *A* schiebt. Es bleibt also *G* übrig, das in jeder Weise den gewünschten Anforderungen entspricht. Es liegt mit seiner glatten Fläche *D* gegenüber. WILLEM gibt in seiner Fig. 9, Taf. IX ohne Kommentar ein, was die Endteile anbetrifft, richtiges Bild eines rechten Maxillenkopfes von *Tomocerus plumbeus*, da jedoch gerade die Seite, auf welcher der Teil *G* nicht zu sehen ist, abgebildet ist, so weiß ich nicht, ob er ihn gesehen hat, und kann nur auf meine Fig. 14*a*, Taf. XXXVIII verweisen.

In der von FOLSOM gegebenen Abbildung der Distalteile der 1. Maxille von *Orchesella cincta* kann ich einen dem Teil *G* bei *Tomocerus* entsprechenden Abschnitt nicht erkennen, wogegen andre Dinge wieder

gut mit Bildungen unsrer Form übereinstimmen; desgleichen nicht bei Willem in den Figuren der I. Maxillenköpfe von *Podura* und *Sminthurus*.

An den Klauenteil schließt sich nach hinten der Stipes an, der mit ersterem beweglich verbunden ist. Schon Folsom hat diese Articulation bei *Orchesella* gesehen und abgebildet. Sie verhält sich bei dieser Form anscheinend genau so wie bei *Tomocerus*. Die Galea bewegt sich nämlich in einer dorsal offenen Grube am Endteil der lateralen Stipeswand (siehe Fig. 14 *a*). Bei ihrer äußersten Ausbiegung nach der Seite trifft gleichzeitig ein lateraler Teil der Maxillenkopfbasis auf den Terminalteil der seitlichen Stipeswand, wodurch eine Sicherung gegen die Gefahr erzeugt wird, daß der Maxillenkopf sich zu weit nach rückwärts bewegt und abbricht (Fig. 14 *B*). Die Wirkung dieses Mechanismus wird noch durch eine zweite, man möchte sagen ebenso ingeniöse Einrichtung unterstützt, die ich bis jetzt weder irgendwo erwähnt noch abgebildet gefunden habe: Es handelt sich um eine manschettenartige Bildung (Fig. 14 *a* und *b Ma*), die in fester Verbindung mit dem Maxillenkopf steht und über die sich medianwärts die innere Stipeswand hinwegzieht, indem sie sich erst am Basalteil der Manschette mit ersterem vereinigt. Bei extremster Rückwärtsbeugung des Maxillenkopfes legt sich die innen verdickte Manschettenwand dicht an die Stipeswand an, wodurch der Bewegung natürlich ebenfalls eine Grenze gesetzt wird. An dieser Stelle ist die Stipeswand auffällig verdünnt (Fig. 14 *a* u. *b Verd*), was, wie wir gleich sehen werden, die Aktionsfähigkeit des Maxillenkopfes wesentlich erhöht. Die bis jetzt erwähnte Bewegung des letzteren ist eine rein passive, ohne Mitwirkung von Muskeln, sie wird hervorgerufen, wenn der Maxillenkopf aus der in Fig. 14 *a* dargestellten Ruhelage herausgebracht wird und dann sich selbst überlassen bleibt. Er kehrt dann, infolge der elastischen Spannung seiner Teile, zur anfänglichen Stellung zurück. Die dieser entgegengesetzte aktive Bewegung hingegen, welche bewirkt, daß der Kopf nach innen klappt und seine hakenartigen Bildungen in irgend einen Nahrungspartikel einschlägt, wird durch Muskeln erzeugt, über deren Insertion an der Maxille bisher nur eine irrige Anschauung bestand. Folsom, der einzige, der sich bisher mit dieser Frage beschäftigt hat, nimmt nämlich an, daß die Abziehmuskeln des Maxillenkopfes in eine Chitinsehne auslaufen, die sich an der Basis des ersteren anheftet. Für *Tomocerus* trifft dies nun nicht zu. Hier befestigen sich die fraglichen Muskeln (unter Vermittlung eines klotzförmigen chitinösen Abschnittes) an der medianen Stipeswand, deren Vorhandensein von Folsom u. a. gar nicht erkannt wurde.

Ich habe nun Gründe dafür, zu glauben, daß diese Verhältnisse auch für *Orchesella* Geltung haben, und daß die gegensätzliche Ansicht FOLSOMS auf einem Irrtum beruht, der darauf zurückzuführen ist, daß die verdickte Medianwand der I. Maxille auf dem optischen Durchschnitt eine Sehne vortäuscht, weil die dorsalen und ventralen chitinösen Wandteile nur feine Membranen darstellen, die überdies selbst auf Schnitten, namentlich wenn sie nicht gut gefärbt oder lädiert sind, leicht übersehen werden können[1]. Vielleicht hat FOLSOM zum Studium dieser Teile mit Kalilauge behandelte Objekte verwandt, wobei leicht die dünnen Wandteile der I. Maxille zerstört werden konnten. Daß STUMMER V. TRAUNFELS, der zuerst obige Deutung gab, auf die sich auch FOLSOM stützt, diese Methode zu seinen Präparationen verwandte, geht aus der Einleitung zu seiner Arbeit hervor. — Nehmen wir einmal einen Augenblick an, die mediane Wandverdickung des Stipes sei als Chitinsehne der Abziehmuskeln anzusehen, so heftet sich erstere bei *Tomocerus* durchaus nicht direkt an den Maxillenkopf, sondern an die schon erwähnte dünne Membran von der Länge der Manschettenwand, ein Verhalten, das der Aufgabe einer Sehne — eine besonders feste Insertion zu liefern — direkt widerspricht.

Die Entscheidung der oben behandelten Frage ist deshalb wichtig, weil für den Fall, daß meine Deutung richtig ist, zum Stipes viel mehr gehört, als bei Zugrundelegung der FOLSOMschen Ansicht. Für FOLSOM ist nur der schiffartige Spangenteil des mittleren Abschnittes der Maxille Stipes. Für mich gehören hierzu alle Elemente, die sich zwischen der fraglichen medialen Chitinmasse (der FOLSOMschen Chitinsehne) und der lateralen Wand des Organs ausbreiten. Zu erwägen bleibt ferner noch, daß, wie wir unten sehen werden, bei Aufrechterhaltung der FOLSOMschen Annahme, nicht gleichzeitig auch eine direkte Beziehung des Palpus zur I. Maxille postuliert werden darf[2].

Den Hauptteil des Stipes bildet lateralwärts die schon erwähnte schiffartige Bildung, siehe Fig. 13 *St*, Taf. XXXVIII. Sie verhält sich für *Tomocerus* ähnlich wie für *Orchesella*. Daran schließt sich nach hinten ein fußartiger Abschnitt, der ebenfalls schon seit längerem

[1] Die partielle Verdickung gerade dieser medianen Wandpartie führe ich auf eine durch die Zugwirkung hervorgerufene funktionelle Anpassung zurück.

[2] Es mag zum Überfluß — als Argument gegen die oben erwähnte FOLSOM-STUMMER V. TRAUNFELSsche Annahme — an dieser Stelle noch darauf hingewiesen sein, daß eine Muskelsehne, die aus zwei gelenkig miteinander verbundenen Stücken besteht, von denen das eine eine plattenartige Auftreibung darstellt, eine sehr ungewöhnliche Bildung sein dürfte.

bekannt ist und allgemein als Cardo aufgefaßt wird. Dieser Fußteil ist jedoch starr, d. h. unbeweglich, mit dem Stipes verbunden, obgleich eine deutliche Naht die Grenze zwischen beiden stets erkennen läßt. Der Cardoteil endlich steht auf doppelte Weise mit dem Fußteil der Glossa in Beziehung: Der Zehenabschnitt des Cardo geht nämlich dorsal durch eine Art Chitinband eine Verbindung mit einem zipfelartigen Vorsprung am hinteren Teil des Glossafußes ein; anderseits verbindet sich der Zehenteil des Zungenfußes durch eine Membran mit dem Fersenteil des Cardo, siehe Taf. XXXVIII, Fig. 15*a* u. *b*. Diese Verbindungen zwischen Maxille und Glossa sind fest und trotzdem elastisch genug, um eine gewisse Verschiebung der ersteren gegen die letztere, auch an ihrem hinteren Ende, zu gestatten.

Mit der medialen Verdickung der Stipeswand (derselben, welche von Folsom und Stummer v. Traunfels als Sehne angenommen wird) articuliert schließlich eine eigentümliche Chitinplatte, Textfig. 4*a*, sowie Fig. 13, Taf. XXXVIII (siehe auch Folsom: Taf. III, Fig. 18 *exp*), welche die Insertionsstelle für mehrere Muskeln, unter andern auch der Abziehmuskeln des Maxillenkopfes, abgibt.

Außer durch die oben erwähnten Verbindungen (und gewissen Muskeln, auf die ich später zu sprechen kommen werde) werden Glossa und Maxillen noch durch gewisse ausgedehnte Chitinmembranen zusammengehalten: So erstreckt sich ventral zwischen Glossabein und lateraler Stipeskante eine Membran, die den ganzen Zwischenraum zwischen beiden Organen ausfüllt, so daß nur der obere Maxillenteil frei von dieser Verbindung ist. Diese Membran setzt sich nach hinten in den Zehenteil der Glossa fort, der sich — wie oben mitgeteilt wurde — mit dem Fersenteil des Cardo verbindet. Auch dorsalwärts steht die Glossa mit dem seitlichen Stipes teil durch eine Membran in Beziehung, so daß die zwischen beiden Organen verlaufenden Muskeln vollständig zwischen Chitinbildungen eingeschlossen sind. Allerdings gilt letzteres nur für den mittleren Teil der Maxille; nach hinten schwindet die dorsale Membran, um eine gewisse Anzahl Muskeln ins Freie treten zu lassen.

In Verbindung mit der I. Maxille steht dorsalwärts ein Palpus, über dessen Bedeutung und Zugehörigkeit bei den Autoren verschiedene Auffassungen existieren. Er entspringt bei *Tomocerus* am Stipesteil der Maxille, in der Höhe der Chitinplatte, die, wie wir gesehen haben, mit der medialen Stipeswand articuliert, und zieht sich dann nach der lateralen Seite, so daß er vorn lateral vom Maxillenkopf zu liegen kommt. Der Palpus stellt einen kleinen Stab dar, der am distalen Teil schief abgestutzt ist und hier acht bestimmt angeordnete

Borsten (bei *Orchesella cincta* existieren nach FOLSOM deren nur fünf), sowie eine abgerundete, membranartige, hyaline Platte besitzt — Gebilde, die wohl Tastempfindungen vermitteln dürften (siehe Fig. 13, Taf. XXXVIII, sowie Textfig. 5*a* u. *b*). Mit der stärksten Borste, die in der Mitte der Endfläche auf einer Papille sitzt (*H.B*), steht ein Rückziehmuskel in Verbindung. Er verläuft nur innerhalb des Palpus und nimmt seinen Ursprung am Basalteil seiner medialen Wand (siehe Textfig. 4*a*). In letzterem differieren die Verhältnisse zwischen *Tomocerus* und *Orchesella*, da bei dieser angeblich im Palpus zwei Muskeln vorkommen, die an der Chitinplatte ihren Ursprung nehmen, an welcher übrigens der ganze Palpus befestigt sein soll. TULLBERG läßt es zweifelhaft, ob der Palpus zur I. Maxille gehört, oder zum Zungenapparat, denn — meint er — wenn er einerseits auch durch Muskeln mit dem Maxillengerüst vereinigt sei, so sei er doch auch anderseits durch einen feinen Chitinstrang an den Leisten befestigt, welche den Hypopharynx (den Zungenapparat) stützen. — Eine sehr merkwürdige Anschauung vertritt ferner STUMMER v. TRAUNFELS. Nach diesem Forscher stellt der Palpus das Verschmelzungsprodukt von zwei Teilen dar, von dem der eine die äußere Lade der I. Maxille ist, S. 223. Er hält es überdies für sehr unwahrscheinlich, »daß der sogenannte Maxillartaster der Collembolen wirklich zur Maxille gehört; indem diese von jenem vollständig getrennt ist und derselbe vielmehr in innigem Verbande mit den Paraglossen steht«.

Was zunächst die ersterwähnte Annahme STUMMERS anbetrifft, so brauche ich wohl nicht näher auf sie einzugehen, da ich ja bereits ausdrücklich den Teil *D* am Maxillenkopf als Galea bezeichnet habe. Aber auch die zweite Annahme beruht auf einem Irrtum, dem indessen eine richtige Beobachtung zugrunde liegt: Allerdings steht der Palpus an seinem basalen Teil mit dem Zungenapparat durch ein Band in Verbindung, was jedoch gar nichts für seine Zugehörigkeit beweist. — Wir haben ja gesehen, daß auch die ganze eigentliche Maxille durch eine Chitinmembran mit dem Zungenapparat verbunden ist, ohne daß man deshalb sagen dürfte, die I. Maxille sei ein Appendix der Glossa. — Wenn FOLSOM, der ebenfalls den Palpus als zur I. Maxille gehörig betrachtet, die direkte Verbindung zwischen ersterem und dem Zungenapparat bestreitet, und die Sachlage so erklärt, daß durch ein Ligament, welches den Chitinstab (die mediane Verdickung der Stipeswand) mit den Paraglossen verbindet, und welches ganz dicht an der Basis des Palpus sich an ersteren anheftet, der Irrtum STUMMER v. TRAUNFELS' hervorgerufen wurde, so irrt er sich. Es besteht

tatsächlich eine direkte chitinöse Verbindung der Basis des Palpus mit der Basis der Paraglossen, eine Tatsache, die weder für noch gegen obige Anschauung spricht. Was jedoch meines Erachtens allein ausschlaggebend für die Zugehörigkeit des Palpus zur I. Maxille ist, das ist die bisher von keinem Forscher (auch nicht von solchen Autoren, welche, wie LUBBOCK, FOLSOM und WILLEM, auf meinem Standpunkt stehen) erwähnte Tatsache, daß das Lumen des ersteren an seiner Basis in dasjenige des Stipesteiles der Maxille übergeht[1] (siehe Textfig. 4*b*). Der Palpus ist somit als Ausstülpung des Stipesteiles der Maxille anzusehen.

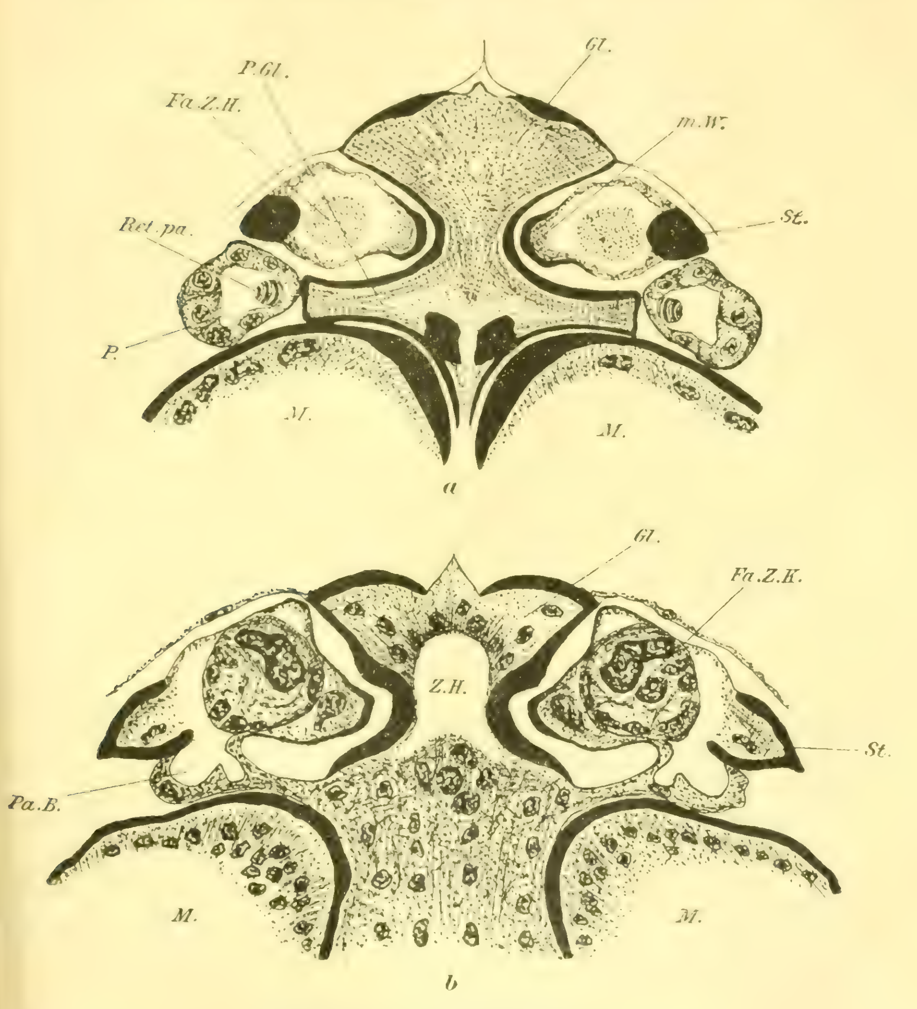
Von allen Autoren wird der Unterkiefertaster der Collembolen, im Gegensatz zu dem mehrgliedrigen Palpus maxillaris der Thysanuren, als eingliedrig bezeichnet. Dies ist — zum mindesten für *Tomocerus plumbeus* — nicht richtig, denn hier lassen sich, wenn auch nicht auf den ersten Blick, stets zwei Glieder am Palpus nachweisen. Allerdings stellt die Grenze beider Abschnitte nur eine feine, ringförmige Linie am oberen Teil des Organs dar, die sich jedoch stets an derselben Stelle und mit denselben Biegungen nachweisen läßt — siehe Textfig. 5*a* u. 5*b*, sowie Fig. 13 *Segm.Gr.*

Außer an den Paraglossen ist der Palpus noch am Labrum befestigt, und zwar hier unter Vermittlung einer sehr merkwürdigen chitinösen Bildung (siehe Textfig. 7 *Ro*), die ihn stets zwingt, eine ganz bestimmte Lage einzunehmen. Das Gebilde, das bisher noch von keinem Forscher aufgefunden worden ist, hat die Gestalt eines Rostes. Nicht selten, wenn man eine I. Maxille isolieren will, passiert es einem, daß der ganze chitinöse Teil des Palpus an diesem Rost hängen bleibt. Es läßt sich alsdann auf Kanadabalsampräparaten nachweisen, daß der Palpus medialwärts an letzterem festgewachsen ist.

Der Palpusrost besteht aus einem Rahmen, dessen Seiten gebildet werden: 1) Von der inneren Wand eines von der Mundfalte abgespaltenen Stückes, das bis zu den Eckklötzen am Labrumwinkel geht und hier offenbar festgewachsen ist (*a St*), 2) einer medialen Rampe, die

[1] Der Umstand, daß ein Nebenast des Maxillennervs den Palpus innerviert — siehe das Kapitel über das Kopfnervensystem — darf nicht unbedingt als Beweis für des letzteren Zugehörigkeit zur I. Maxille herangezogen werden, da — wie wir noch sehen werden — oft recht verschiedene Organe von einem Nervenast aus versorgt werden können. — Zweifellos ist übrigens der Palpus der Collembolen drauf und dran, seinen Konnex mit dem Stipesteil zu verlieren. Darauf weist sowohl die Verengerung der Kommunikationsstelle des Lumens beider Teile, sowie der Umstand hin, daß der Palpusmuskel seinen Ursprung von der Stipeswand an die Palpuswand verlegt hat.

ebenfalls von den Labrumchitinklötzen ihren Ausgangspunkt nimmt (*mRa*) und 3) einer unteren Rampe (*u.Ra*), die mit dem hinter dem



Textfig. 4*a* u. *b* (Vergr. etwa 312 ×).

Querschnitte durch die Mundwerkzeuge in der Gegend des Palpus, und zwar Fig. 4*a* an seinem freien Teil, Fig. 4*b* seinem Basalteil. *Fa.Z.K*, Gegend des Körpers der Fadenzellen; *Gl*, Glossa; *P*, Palpus; *Pa.B*, Palpusbasis (Kommunikationsstelle zwischen Palpushöhle und I. Maxillenhöhle); *P.Gl* Paraglossa; *M*, Mandibel; *m.W*, mediale Wand der I. Maxille (von den Forschern als Sehne bezeichnet); *St*, Stipes; *Ret.pa*, Ursprungsstelle des Retractor palpi.

Klauenabschnitt des Labiums befindlichen Teil der Mundfalte verwachsen ist. Durch die Mitte des von diesem Rahmen eingeschlossenen Raumes zieht sich noch ein Balken von rechts nach links. Der Palpus

ist nur medialwärts mit dem Rahmen verwachsen. Er liegt stets derart hinter dem Rost, daß aus dessen oberem Raum der höchstgelegene Tuberkel mit der großen Borste (an der sich der Muskel befestigt) und zwei kleinere Borsten heraussehen, während der untere Raum zur Aufnahme der vier übrigen Borsten dient.

Die Funktion des Muskels besteht einerseits in der Retraktion des ganzen Palpus, die, infolge seiner mannigfachen Beziehungen zu andern Teilen des Mundskeletes, nicht sehr ausgiebig sein dürfte, anderseits in der Verschiebung der großen Tastborste an der Spitze des Organs. Letztere Bewegung läßt sich sehr hübsch bei dem lebenden Tier beobachten.

Gehen wir nun zu den Muskeln der I. Maxille über (Textfig. 5*a* und 5*b*), so können wir sie in zwei Gruppen teilen: In solche, die innerhalb der Maxille verlaufen, und solche, bei welchen die Ursprungsstelle außerhalb dieses Organs liegt.

I. Muskeln die innerhalb der I. Maxille verlaufen.

1) Adductor 1.

Er nimmt seinen Ursprung mit breiter Fläche im Hohlraum der lateralen Stipesspange in ihrer dorsalen Hälfte und begibt sich dann nach der Chitinplatte, an deren vorderem lateralen Teil er inseriert.

2) Adductor 2.

Er nimmt seinen Ursprung an der dorsalen Kante des Cardogliedes und begibt sich dann zur Chitinplatte, an deren lateraler Fläche er unterhalb des Adductor I inseriert.

An Mächtigkeit kommt er ersterem Muskel mindestens gleich, was auf der schematischen Textfig. 5*a* nicht zum Ausdruck kommt, da hier seine größere Fläche, im Gegensatz zu Adductor 1, von dem Beschauer abgekehrt ist. Auf dem Querschnitt besitzt er im größeren Teil seines hinteren Verlaufes Biskuitgestalt.

II. Muskeln deren Ursprungsstellen außerhalb der I. Maxille liegen.

3) Adductor (und Retractor) 3.
4) Adductor (und Retractor) 4.

Beide Muskeln entspringen nahe beieinander am hinteren Teil der dorsolateralen Kopfwand. Der mehr median liegende der beiden Muskeln besteht, in der Nähe seiner Ursprungsstelle, aus zwei Ästen, die jedoch von einem gemeinsamen Plasmamantel umgeben sind.

Beide Adductoren inserieren am äußersten zugespitzten Ende der Chitinplatte vermittels kurzer Chitinsehnen.

Sämtliche bis jetzt beschriebene Muskeln bilden zusammen eine Gruppe von Synergisten, denen die Aufgabe obliegt, den durch Abduktion entfernten Klauenteil der I. Maxille zu adduzieren. Die Maxillenköpfe werden demnach, durch Kontraktion dieser Muskeln, einander genähert, was ihnen die Möglichkeit gibt, durch Einschlagen der Klauenteile in einen Nahrungskörper, ihn zu erfassen und zum Munde zu führen.

Ein Blick auf Textfig. 5*a* (S. 628) zeigt uns, wie nützlich, beim in Aktiontreten dieser vier Muskeln, die Einschaltung einer mit der medialen Stipeswand gelenkig verbundenen Chitinplatte zwischen ersteren und letzterer ist: Sie schafft einerseits eine geeignete Insertionsfläche für die Adductoren und gibt anderseits, durch ihre Articulation mit der medialen Stipeswand, die Möglichkeit, daß die Summe der verschieden gerichteten Zugkräfte stets in einem Punkte zur Wirkung kommen.

Die vier Adductoren bilden zusammen die dorsale Muskelschicht der Maxille. Eine mittlere Lage wird durch einen einzigen Muskel dargestellt, nämlich durch

5) Adductor (und Retractor) 5.

Die Ursprungsstelle dieses kurzen Muskels liegt ziemlich weit hinten, an der Dorsalfläche des Zungenbeins (schon an dem als Fuß bezeichneten Abschnitt). Er begibt sich dann nach vorn und inseriert direkt über der Insertionsstelle von Adductor 6, am ventralen Außenrand der lateralen Stipesspange.

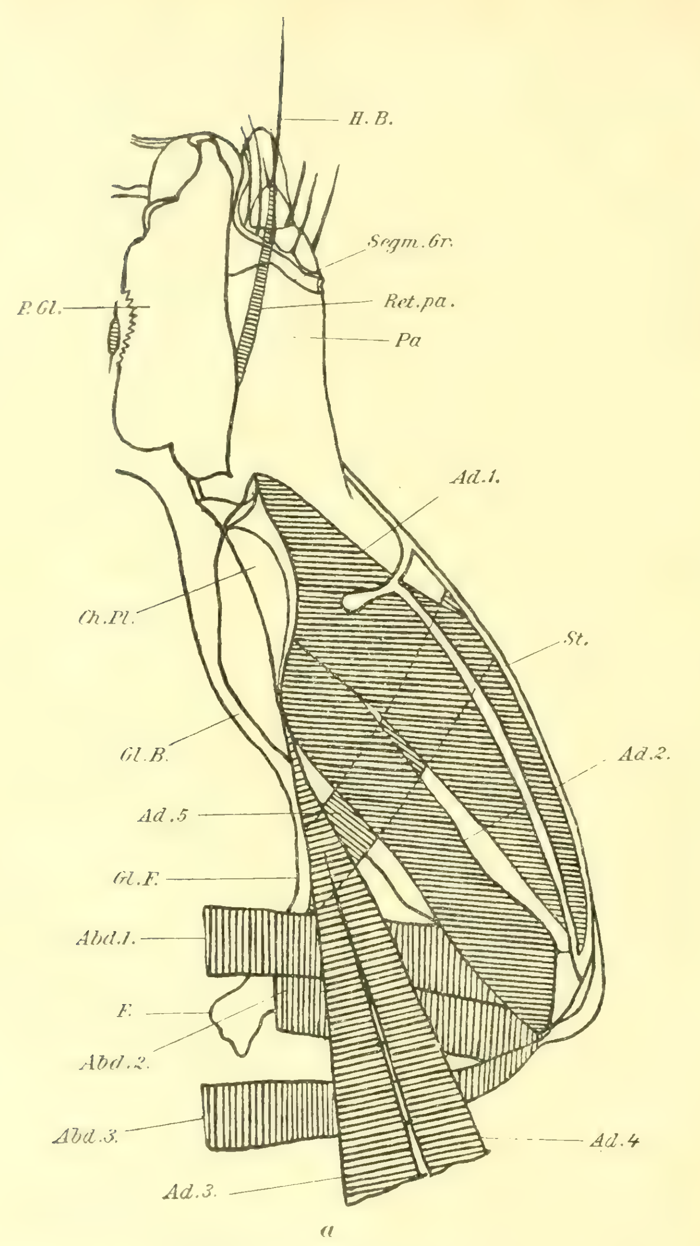
Die Aufgabe des Muskels besteht vorwiegend in der Adduktion der Maxille; in zweiter Linie ist mit dieser Bewegung auch eine Retraktion verbunden, da die Insertionsstelle des Muskels weit über der Ursprungsstelle liegt.

Die nun folgenden Muskeln bilden die ventrale Muskellage. Der vorderste Muskel dieser Schicht ist:

6) Adductor 6.

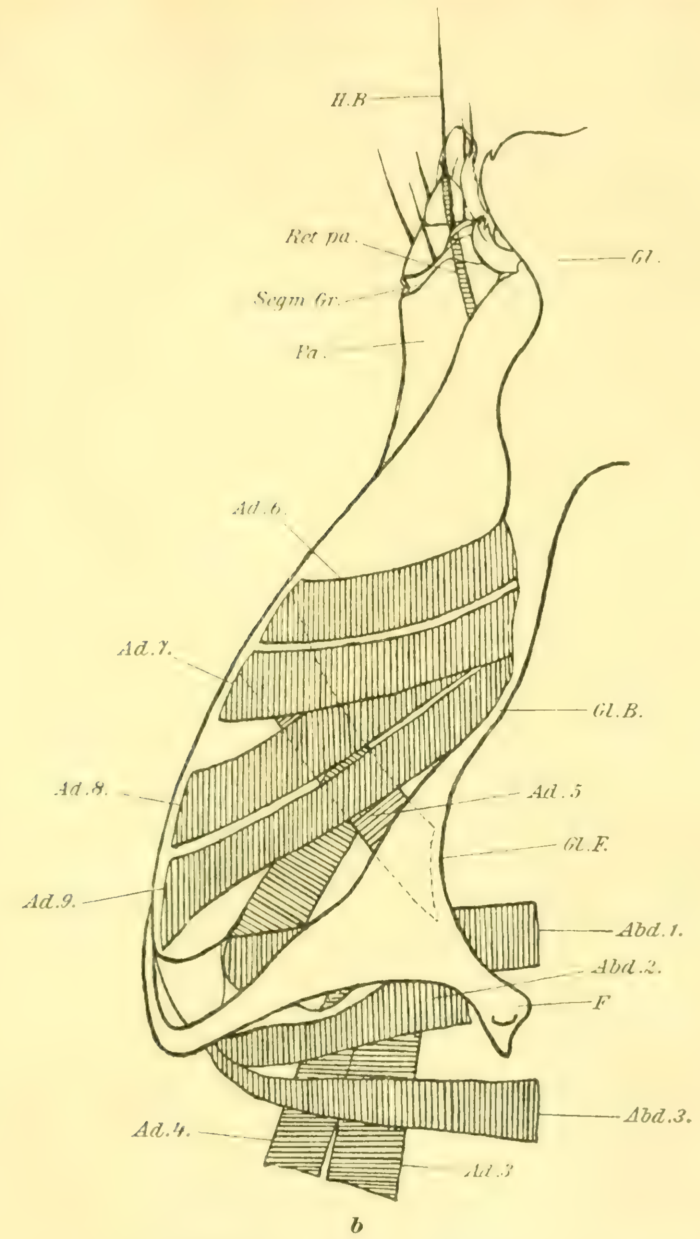
Seine Ursprungsstelle liegt an der lateralen Beinfläche weit nach vorn. Seine Insertionsstelle liegt etwas tiefer an der äußeren ventralen Seite, an der lateralen Stipesspange.

Ein Schwestermuskel des letztgenannten, wenngleich durchaus selbständig, ist:



Textfig. 5 *a* (Vergr. etwa 150 ×).

[illegible]rsale Ansicht der I. Maxille mit ihren Muskeln, in ihrer Beziehung zu dem Zungenapparat. *Abd.1—Abd.3*, Abductoren; *Ad.1—Ad.9*, Adductoren; ***Ch.Pl***, Chitinplatte; ***F***, Ferse des Zungenfußes; *Gl*, Glossa; *Gl.B*, Glossabein; *Gl.F*, Glossafuß; ***H.B***, Hauptborste des Palpus; *Pa*. Palpus; *P.Gl*, Paraglossa; *Ret.pa*, Retractor palpi; *Segm.Gr*, Grenze zwischen beiden Gliedern des Palpus.



Textfig. 5*b* (Vergr. etwa 150 ×).

Ventrale Ansicht der I. Maxille mit ihren Muskeln, in ihrer Beziehung zu dem Zungenapparat. Buchstabenbezeichnung siehe Fig. 5*a*.

7) Adductor 7.

Seine Ursprungsstelle liegt ungefähr auf der Höhe der Ursprungsstelle des folgenden Muskels, jedoch ventral davon, nämlich an der seitlichen Partie des Zungenbeins. Die Insertionsstelle ist dicht unter derjenigen des vorhergehenden Muskels, also an der äußeren ventralen Seite der lateralen Stipesspange.

Zusammengehörig, wenn auch vollständig voneinander getrennt, sind die beiden folgenden Muskeln.

8) Adductor 8 (zugleich Protrusor).

Ursprungsstelle etwas unter derjenigen von Adductor 6, am oberen Teil der seitlichen Zungenbeinfläche, jedoch dorsal von ihr. Insertionsstelle: laterale Spangenpartie an der ventralen Außenseite.

9) Adductor 9 (zugleich Protrusor).

Ursprungsstelle hinter der Ursprungsstelle des vorigen Muskels, am dorsalen Teil der lateralen Zungenbeinfläche. Insertionsstelle hinter der Insertionsstelle des vorigen Muskels, am ventralen äußeren Teil der lateralen Maxillenspange.

10) Abductor 1.

Ursprungsstelle: Ventrale Fläche des Tentoriums, in der Nähe der Gegend, wo die Zungenbeine mit dem Tentorium eine Verbindung eingehen. Die Muskeln befestigen sich infolgedessen mit ihrer Ventralseite. In der Mediane vereinigen sich beide Partner in ihren Anfangsteilen, so daß, in bezug auf ihre Kontinuität, eigentlich nur ein sich nach beiden Seiten erstreckender Muskel besteht. Die Insertionsstelle liegt ventralwärts von der Ursprungsstelle von Adductor 2 an der Innenfläche des Cardo.

11) Abductor 2.

Ursprungsstelle in der Höhe der Ursprungsstelle von Abductor 3, jedoch an den Seitenwänden des Tentoriums, so daß, im Gegensatz zu dem vorhergehenden Muskel, beide Partner getrennt voneinander beginnen. Die Insertionsstelle ist am hinteren Ende der inneren Höhlung des Cardo gelegen.

12) Abductor 3 (zugleich Retractor).

Dies ist ein sehr großer Muskel, dessen Ursprungsstelle an der hinteren dorsalen Kopffläche genau in der Mediane liegt. Hier berühren sich beide Muskeln; ihre Richtungen bilden zusammen einen rechten Winkel. Die Insertionsstelle bildet die dorsale Endkante des Cardo.

Folsom hat nun für *Orchesella cincta* L. ebenfalls eine Zusammenstellung der I. Maxillenmuskeln gegeben und ist zugleich auf deren Funktion näher eingegangen. Um den Vergleich mit seinen Resultaten zu erleichtern, habe ich möglichst die Folsomschen Bezeichnungen beibehalten. Ein Blick in die Arbeit dieses Forschers zeigt, daß die meisten von mir beschriebenen Muskeln sich mit den von Folsom beschriebenen identifizieren lassen. Auch die betreffenden Insertions- und Ursprungsstellen stimmen meistens miteinander überein. Bezüglich der Auffassung der funktionellen Bedeutung der Muskeln stehen meine Resultate jedoch zum Teil in wesentlichem Widerspruch zu den Ergebnissen Folsoms.

Zunächst einige morphologische Differenzen von geringerer Bedeutung:

Für Adductor 6 und 7 findet Folsom einen einzigen Muskel (10. Adductor Taf. III, Fig. 21). Da Ursprungs- und Insertionsstelle des letzteren ungefähr mit den oben erwähnten Adductoren von *Tomocerus* zusammenfallen, so vermute ich, daß die letzteren durch Spaltung aus den ersteren hervorgegangen sind. Einen nicht unwesentlichen Unterschied bildet jedoch die Lage. Es liegt nämlich die Ursprungsstelle des 10. Adductors von *Orchesella* weiter nach hinten als die Insertionsstelle, was für die entsprechenden Muskeln bei *Tomocerus* gerade umgekehrt erscheint. Hierdurch erhalten letztere Muskeln außer dem Charakter der Adductoren noch etwas den von Protrusoren, was für den 10. Adductor Folsoms nicht der Fall ist.

Eine verschiedene Auffassung besteht ferner bei uns in bezug auf Adductor 8 und 9, welchen bei Folsom ein Muskel entspricht (Nr. 9), den er als Protrusor und Adductor bezeichnet. Obgleich hier Folsom nur einen Muskel rechnet, so sind auf seiner Fig. 21, Taf. III doch deren zwei gezeichnet. Ich verstehe deshalb nicht recht, warum er nicht auch zwei angibt, zumal — wenigstens ist dies für *Tomocerus* der Fall — die Trennung beider Muskeln eine durchaus vollständige ist.

Gehen wir nun zu der Funktion der Muskeln über, so schließe ich mich Folsoms Einteilung der Muskeln in Adductoren, Abductoren, Protrusoren und Retractoren, wie oben zu sehen, an. Ebenso teile ich seine Ansicht, daß einem Muskel zwei dieser Bezeichnungen zukommen können. Die Hauptleistungen der Muskeln stellen die Adduktion und die Abduktion dar. Wenig ausgiebig kann die Protrusion und Retraktion sein[1], da die I. Maxille hierfür zu innig

[1] Diese Tatsache dokumentiert sich auch schon dadurch, daß Muskeln an der Maxille, die **nur** Retractoren oder Protrusoren sind, **nicht** existieren.

mit der Glossa verbunden ist: Die doppelte Sicherung zwischen Cardo und Glossafuß, die membranöse Verbindung zwischen Glossa-Bein und lateraler Stipesspange, und endlich das Ligament zwischen dem Seitenstück der Paraglossenbasis und der inneren Palpusbasis lassen für eine nach vorn und hinten gerichtete Bewegung der I. Maxille nur geringen Spielraum. Trotzdem dürfte sie bestehen, da ja Ligamente und Membranen, ja selbst Chitinteile, nachgiebiges Material darstellen.

Unter Berücksichtigung des eben Gesagten muß ich den Adductoren 3 und 4 auch die Funktion der Retraktion zuschreiben. FOLSOM tut dies nicht. Dies wird verständlich, wenn wir uns an seine Deutung der Medianpartie der Maxille erinnern, die er ja nicht als Wandteil der letzteren auffaßt, sondern als Sehne, welche nach hinten in die Chitinplatte ausläuft. Infolgedessen muß er auch konsequenterweise folgern, daß die Muskelwirkung sich ausschließlich auf den beweglichen Maxillenkopf beschränkt. Steht die erwähnte Chitinplatte hingegen mit dem ganzen Vorderteil der Maxille in Zusammenhang, wie ich es annehme, so muß ein Zug an ihr sich auch auf den Stipesabschnitt erstrecken und, außer dem Einschlagen des Klauenteiles in die Nahrung, auch eine Retraktion des ganzen Organs hervorrufen.

Weit wichtiger als die eben geschilderte Differenz scheint mir unsre abweichende Auffassung bezüglich der Funktion der Muskeln Nr. 10 und Nr. 11 zu sein. FOLSOM bezeichnet sie beide als Protrusor und Adductor. Ich betrachte sie — im Gegensatz hierzu — als Abductoren. Ist es schon an und für sich wenig glaubhaft, daß elf Adductoren (bei FOLSOM neun) ein einziger Abductor gegenüberstehen soll, so läßt die Lage der Insertions- und Ursprungsstellen dieser Muskeln diese Annahme vollständig ausschließen. Wie auch FOLSOM gefunden hat, inserieren beide Muskeln am Cardo, und zwar dicht beieinander. Auch die Ursprungsstellen am Tentorium liegen — wenn auch getrennt voneinander — so doch unmittelbar benachbart. Aus den Lageverhältnissen dürfen wir wohl schließen, daß beide Muskeln eine einheitliche Wirkung ausüben. Die Richtung der Muskeln bildet nun etwa einen Winkel von 45° zur Mediane des Kopfes. Kontrahieren sich nun die Muskeln, so muß sich der Cardoteil nach letzterer hinbewegen. (Der Drehpunkt würde hierbei an dem Ligament liegen, das die Palpusbasis mit dem basalen Paraglossenwinkel verbindet.) Die Folge davon ist, daß — da ja der Cardo unbeweglich mit dem Stipes verbunden ist — der obere Teil der I. Maxille und damit auch die Klaue nach außen gedreht wird, was aber als Abduktion zu bezeichnen ist.

Es ist aber nun anzunehmen, daß bei einer Abduktion auch der dritte Abductor, Nr. 12 (den ja auch FOLSOM als solchen gelten läßt), gleichzeitig in Tätigkeit tritt, d. h. daß Nr. 10, 11 und 12 als Synergisten wirken. Nun hat aber Muskel Nr. 12 keineswegs eine ähnliche Richtung wie Nr. 10 und 11; er bildet vielmehr mit diesen etwa einen Winkel von 45°. Die Bewegungsrichtung des Cardoteiles wird deshalb auch keineswegs zusammenfallen mit der Zugrichtung eines der drei Muskeln[1], sondern sie wird in der Diametrale des Kräfteparallelogramms zu suchen sein, dessen Komponenten in der Richtung der Muskeln (10, 11) und (12) und dessen Angriffspunkt im Cardo zu suchen ist. Diese Diametrale dürfte aber senkrecht zur Mediane liegen. Sie bildet zugleich die Richtung — und dies scheint mir eine sehr wichtige Schlußfolgerung zu sein — für zwei Muskeln, die wir bei Gelegenheit der Beschreibung der Glossa kennen gelernt haben —, ich meine die beiden zu einer Einheit verschmolzenen Adductores pedis glossae, welche die Fersenteile der beiden Glossafüße miteinander verbinden (siehe Fig. 9 *Ad.p.gl.* Taf. XXXVII). Hiermit wird uns nun auch die Bedeutung dieser beiden Muskeln klar: Ohne direkt mit den **I. Maxillen** in Verbindung zu treten, haben sie doch die Funktion von **Abductoren** der letzteren, da ja der **Glossafuß** mit dem **Cardoteil** durch kräftige Bänder vereinigt ist, so daß jede Verschiebung des Fußes eine Bewegung der I. Maxille nach sich ziehen muß.

Mit den eben angeführten Muskeln ist jedoch die Zahl der contractilen Elemente, welche mittelbar auf die I. Maxille einwirken, indem sie die Glossafüße im Kopfraum verschieben, noch nicht erschöpft: Außer den Mm. abductores pedis glossae, welche den Mm. adductores pedis glossae als Antagonisten entgegenwirken, haben wir im Abschnitt über die Glossa noch die Mm. levatores und depressores pedis glossae kennen gelernt. Auch ihre Tätigkeit muß, infolge der festen Verbindung von Zunge und Maxille, an letzterer zum Ausdruck kommen. Daß dies in der Tat der Fall ist, und welcher Art die an der Maxille hierdurch hervorgerufene Bewegung ist, zeigt ein Blick auf die Fig. 9 u. 10, Taf. XXXVII, sowie auf die Textfig. 5*a* u. 5*b*.

Einer Senkung der **Glossa**fersen entspricht eine Dre-

[1] Es darf ja nicht vergessen werden, daß der Drehpunkt an der Palpusbasis durchaus kein fixer ist, sondern durch ein Band bewerkstelligt wird, dessen räumliche Ausdehnung und Elastizität eine sehr verschiedene Bewegung des langen Hebelarmes an der Maxille gestattet.

kung der **Maxillen** nach innen — einer Hebung derselben eine solche nach außen.

Gleichzeitig mit diesen Drehbewegungen mag auch eine Aufwärts- und Abwärtsbewegung des Maxillenkopfes verbunden sein, die jedoch nicht allzu ausgiebig sein dürfte, da ja die Kraft an dem weitaus längeren Hebelarm ihren Angriffspunkt nimmt.

Daß schließlich noch Verschiebungen der Maxillen ermöglicht werden können, welche sich zwischen diesen Hauptbewegungen halten, je nachdem sich verschiedene Muskelgruppen in ihrer Aktion kombinieren, liegt auf der Hand. Im allgemeinen dürfen wir für die I. Maxille eine ziemliche Aktionsfreiheit annehmen, die allerdings, aus Gründen, die sich aus meinen Darlegungen ergeben, weniger extensiv als intensiv sein dürfte.

In Verbindung mit dem Maxillenkopf tritt, frei hervorragend aus der Manschette, ein Bündel von Faserelementen auf (siehe Taf. XXXVIII, Fig. 14*a* u. *b*), die als plasmatische Ausläufer teils von chitinogenen Zellen des Maxillenkopfes, teils als solche von Ganglienzellen aufzufassen sind, welche den Terminalteil des Organs innervieren.

Ich werde beim Kapitel Kopfnervensystem auf diese Verhältnisse näher einzugehen haben.

Die Mandibeln.

Es sind zwei kräftige, chitinöse Gebilde von etwas geringerer Länge als die I. Maxillen, jedoch von gedrungenerer Gestalt und dickeren Chitinwänden[1]. Sie liegen dorsal von letzteren mit ihren Vorderenden zwischen Paraglossen und Epipharynx. Ihre Gestalt ist schwer zu schildern. Am besten läßt sich die Mandibel noch mit einem menschlichen Unterschenkel mit Fuß vergleichen, wobei man sich letzteren in Streckstellung vorzustellen hat. Die Ähnlichkeit tritt vornehmlich dann vor Augen, wenn man die Mandibel von der Ventralseite aus betrachtet.

Am Fußteil befindet sich die eigentliche Kaufläche des Organs, und zwar an jener Partie, die man, wenn man bei unserm Vergleich bleibt, als Sohle bezeichnen müßte (Fig. 16*a* und 16*b* *M.F*, *K.Fl*). Von der Medianebene des Kopfes aus gesehen, hat allerdings das Vorderteil der Mandibel wenig Fußähnlichkeit. Die der Sohle entsprechende Kaufläche erscheint alsdann vielmehr als ein wulstiger, mit Höcker und

[1] Der Längsdurchmesser der Mandibel verhält sich zu dem der I. Maxille wie 5 : 6.

Schraffen versehener ventraler Grad, der sich in der Fersengegend (*Fe*) mit einer halben Windung nach der Dorsalseite umschlägt, siehe Fig. 17. Nach vorn, d. h. an der Stelle, wo wir die Zehen des Fußes hinverlegen würden, tritt der Grad auf eine verschmälerte Partie der Mandibel über, die in ein klauenartiges, mit mehreren Zähnen versehenes Gebilde ausläuft (*Kl*). Es kehrt sich — im Gegensatz zu dem Fersenteil des Grads — nach der ventralen Seite, so daß die gesamte ventrale Fußkante der Mandibel eine **S**-förmige Figur beschreibt, s. Taf. XXXIX, Fig. 17.

Diese Klaue verhält sich nun für beide Mandibeln verschieden. An der rechten Mandibel (Fig. 16*a* u. *b*) besitzt sie nämlich stets fünf Zacken, an der linken deren nur vier (Fig. 18). Diese Tatsache ist übrigens schon seit längerer Zeit bekannt. TULLBERG erwähnt sie, ebenso FOLSOM und noch mancher andre. Ich habe nun bereits nachgewiesen, daß die Asymmetrie sich sowohl auf die Paraglossen als auch auf den Epipharynx erstreckt[1]. Für letzteren ließ sich sogar die Tatsache konstatieren, daß an der rechten Seite Bildungen auftreten, die an der linken gänzlich fehlen (vor allem der tomahawkartige Apparat). Da an der Maxille und der Glossa nichts Asymmetrisches zu sehen ist, so wird dies Verhalten wohl in direktem Anschluß an den von den Mandibeln ausgehenden Kauakt erworben worden sein. Was allerdings die tiefere Ursache hierzu bildet, und worin der Grund für das Prädominieren der rechten Seite zu suchen ist — einer Erscheinung, die ja im Tierreich weit verbreitet ist —, läßt sich wohl kaum angeben.

Der Teil der Mandibel, den ich mit einem menschlichen Unterschenkel verglichen habe, dient zahlreichen Muskeln zur Insertion. Eine größere Anzahl der letzteren befestigt sich an der inneren Wand des Organs, indem sie durch ein großes ovales Loch auf der Ventralseite in dasselbe (Fig. 16*b L*) eintreten.

An vier Stellen lassen sich bestimmt geformte Hervorragungen am Mandibelbein erkennen, die gewissen Funktionen dienen. So dorsal und der Medianebene des Kopfes zugekehrt, eine dachartig nach hinten gerichtete Platte, die zwei Muskeln als Insertionsfläche dient (Taf. XXXIX, Fig. 16*a d.R*). Sodann, ein klein wenig weiter nach vorn, medianwärts, ein runder Höcker, der auf dem kolbig angeschwollenen Endteil der vorderen Tentoriumarme, in der auf Textfig. 3 sichtbaren Grube articuliert (siehe Taf. XXXIX, Fig. 16*b H*). Eine plattenartige Hervorragung am unteren dorsalen Rand der vorerwähnten

---

[1] Siehe auch meine frühere Arbeit über die Mundwerkzeuge von *Tomocerus*.

Öffnung, die in das Innere der Mandibel führt (Fig. 16*a Pl*), dient wiederum einigen Muskeln als Anheftungsstelle. Eine vierte, sehr wichtige Fortsatzbildung stellt endlich noch ein massiver Chitinzapfen dar, in welchen die Mandibel nach hinten ausläuft (siehe Taf. XXXIX, Fig. 16*a* u. *b Ch.Z*). Er gibt einen hinteren Dreh- und Articulationspunkt für das Organ ab. Um dies zu ermöglichen, ist folgende Einrichtung getroffen: Der Zapfen ruht in einer Art Lager (Taf. XXXIX, Fig. 20), das aus einer derben Chitinmembran (*La*) gebildet wird. An der der Medianebene zugekehrten Seite ist die Membran halbkreisförmig verdickt (Fig. 19) und wahrscheinlich von sehr dichtem Gefüge, da diese Partie sich stets ganz dunkel färbt. Aus ersterem Umstand darf man wohl schließen, daß das Lager in der Richtung gegen das Kopfinnere den größeren Druck auszuhalten hat.

Die Kapsel ist nun sowohl an der Kopfwand wie an der Mandibel befestigt. Sie setzt sich für ersteren Zweck lateralwärts in eine lange starke Membran fort, welche durch die Hypodermis dringt und sich mit büschelartiger Auffaserung an der Chitinwand festheftet (Fig. 19 *Me*). An der der Medianebene des Kopfes zugekehrten Seite der Kapsel geht letztere in eine kurze Membran über, welche mit der Mandibelwand verwächst (siehe Fig. 20 *Ver*, Taf. XXXIX). Hierdurch wird der Mandibel einerseits die Möglichkeit geboten, sich nach vorwärts zu begeben, bei welcher Bewegung sie die Kapsel mit der Membran mit sich nimmt und anderseits sich, bei Anspannung der nach hinten gerichteten Membran und gleichzeitiger Equilibrierung mit Hilfe von gewissen Muskeln, in der Kapsel zu drehen.

Folsom hat ebenfalls schon die Kapsel, in welcher der Mandibelstift sich dreht, sowie die Membran, welche erstere an die Kopfwand befestigt, gesehen und abgebildet. Doch ist seine Auffassung von der Funktion beider Gebilde nur zum Teil richtig. Er glaubt allerdings ebenfalls, daß die Kapsel bei der Drehbewegung der Mandibel als Drehlager dient, nimmt jedoch gleichzeitig an, daß sie an Ort und Stelle fixiert sei[1]. Konsequenterweise folgert er hieraus, daß die Kapsel den Zapfen nur enthält, wenn die Mandibel retrahiert ist. Gegen diese Annahme spricht die ihm nicht bekannte Tatsache, daß die Kapsel mit der Mandibelwand durch Vermittlung einer kurzen Membran verwachsen ist[2]. Ich habe überdies niemals den Stift ohne seine Hülle

[1] Es könnte sich für diesen Fall nur um eine Fixierung an der globulären Drüse handeln.

[2] Daß dies tatsächlich der Fall ist, läßt sich noch deutlicher als auf Schnitten durch Präparationen am Totalobjekt nachweisen. Es gelingt nämlich relativ

auf Schnitten gesehen, wohl aber beide in wechselnder Entfernung von der globulären Drüse. An dieser befindet sich, genau unter dem Zapfen und seinem Lager, eine dem Umfang des letzteren entsprechende Grube (Fig. 19 *Gr*), die FOLSOM auf den Gedanken brachte, »that the lubrication of the pivot may possibly be an incidental function of the gland«. Mit dieser Ansicht stimme ich schon deshalb nicht überein, weil ja ein Schmieren des Zapfens nur dann möglich wäre, wenn das Secret nicht die Kapsel außerhalb benetzte, sondern innerhalb an der Stelle, wo sie mit dem Zapfen in Berührung kommt. Die Höhlung in der Drüse entsteht wohl erst im Laufe der Zeit infolge der mechanischen Insulte der retrahierten Mandibel. Trotzdem wird der Kapselapparat offenbar geschmiert, jedoch von einer andern Drüse, die sich in entsprechender Lage befindet und hantelartige Gestalt besitzt. Auf sie soll bei der Besprechung der Rotatoren 1 und 2, mit denen sie in nähere Beziehung tritt, genauer eingegangen werden.

Auch bei der Mandibel gibt es eine gewisse Vorrichtung, welche ein zu weites Bewegen nach der Seite verhindert: Es legen sich nämlich die lateralen Teile des Mandibelfußes wider zwei keilförmige feste Chitinblöcke, die sich am Anfangsteil der inneren Partie des Labrums befinden und so der Mandibel eine bestimmte Lage zuweisen (siehe die Fig. 3, Taf. XXXIV meines II. Beitrags zur Kenntnis der Collembolen). Eine andre, weit wichtigere Aufgabe dieser Blöcke werden wir später noch kennen lernen.

Gehen wir nun zu den Mandibelmuskeln über. Ein Vergleich zwischen FOLSOMS und meinen Resultaten wird hier große Unterschiede ergeben — viel größere als wir sie für die I. Maxille konstatieren konnten. Differenzen bestehen nicht nur bezüglich unsrer Auffassung über Zahl, Beschaffenheit und Befestigungsstellen von Muskeln, sondern auch über die Funktion solcher Exemplare, die sich miteinander identifizieren lassen.

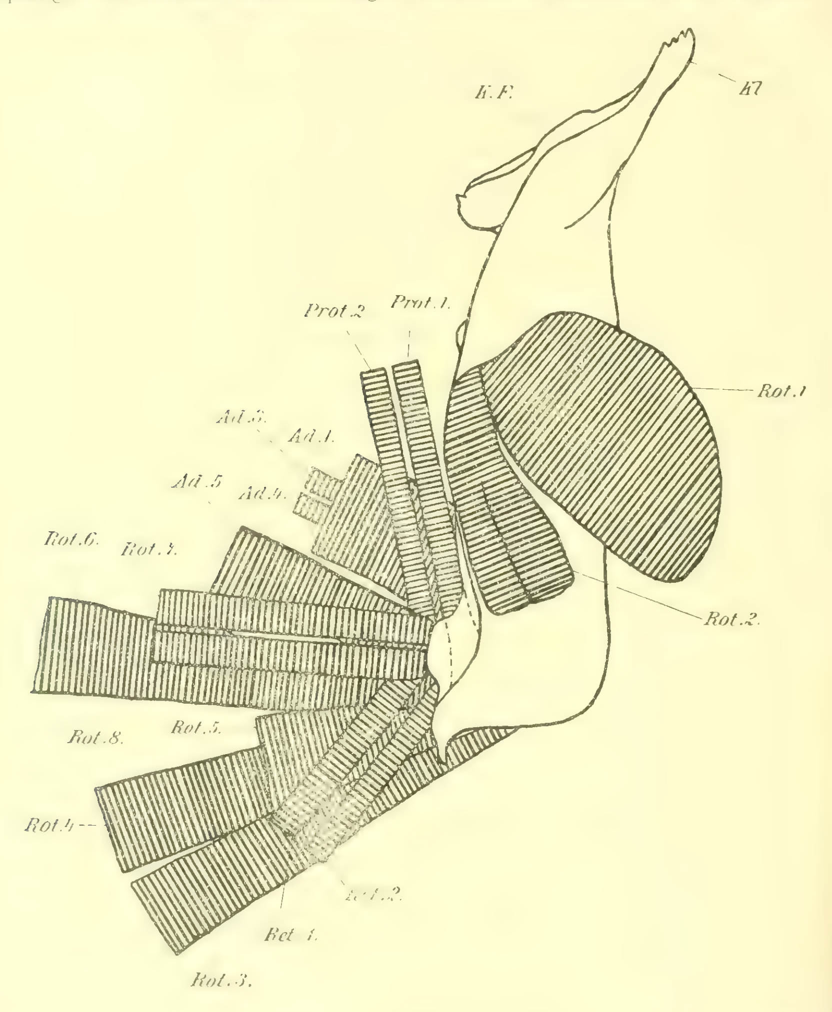
Im Gegensatz zu den Muskeln der I. Maxille hat kein einziger Muskel der Mandibel seine Ursprungsstelle an dem Kauapparat selbst. Hingegen kann hier wie dort ein und derselbe Muskel verschiedene Funktionen übernehmen. Wir wollen uns nun zunächst mit den Muskeln beschäftigen, welche die wichtigste und kräftigste Bewegung der Mandibel, die Rotation, erzeugen (Textfig. 6*a* u. 6*b* S. 638 u. 639):

---

leicht, die Kapsel von der Kopfwand loszulösen und sie dabei dennoch mit der Mandibel vereinigt zu lassen. Wenn man alsdann die kleine Kappe von dem Drehstift wegzieht, so bleibt sie vollständig fest an ihrer Verwachsungsstelle mit der Mandibel hängen.

1) Rotator 1.

Dies ist der breiteste und kräftigste von allen Muskeln. Er entspringt mit breiter, fächerförmiger Fläche am mittleren Teil der late-

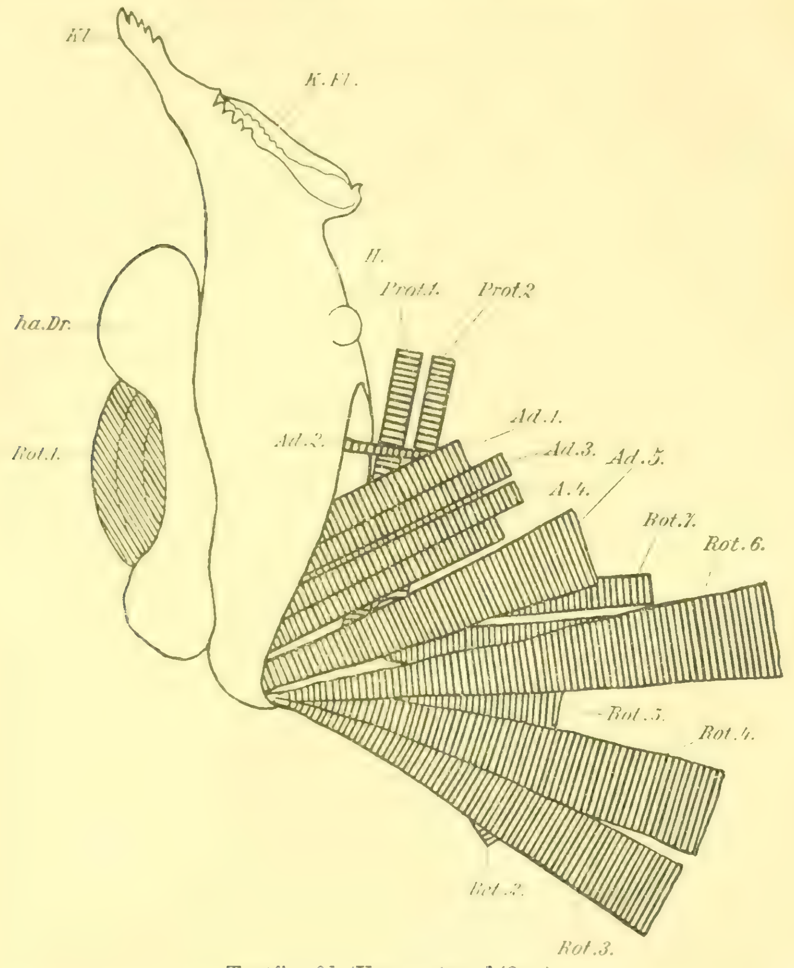


Textfig. 6*a* (Vergr. etwa 143 ×).

Dorsaler Anblick der Mandibel mit ihren Muskeln. *Ad.1—Ad.5*, Adductoren; *H*, Höcker, welcher auf der kolbigen Verdickung der vorderen Tentoriumarme articuliert; *ha.Dr*, hantelförmige Drüse; *K.Fl*, Kaufläche; *Kl*, Klauenteil; *Prot.1—Prot.2*, Protrusoren; *Ret.1—Ret.2*. Retractoren; *Rot.1—Rot.7*, Rotatoren.

ralen Kopfwand, wendet sich dann im Viertelbogen dorsalwärts und inseriert — sich verschmälernd — am lateralen Teil der oben erwähnten dachförmigen Rampe (Fig. 16*a R*), neben dem weiter nach innen ge-

legenen Rotator 2. Die Insertionslinie liegt an der Dorsalfläche der Mandibel und parallel zur Medianachse des Kopfes[1]. Der Muskel besteht aus acht regelmäßig angeordneten Bündeln.



Textfig. 6*b* (Vergr. etwa 143 ×).

Ventraler Anblick der Mandibel mit ihren Muskeln. Buchstabenbezeichnung siehe Fig. 6*a*.

Über die Hauptfunktion dieses Muskels, meine ich, kann gar kein Zweifel obwalten. Seine Kontraktion wird unfehlbar eine Drehung der Mandibel zur Folge haben, und zwar derart, daß ihre anfänglich

[1] Auf unsrer Textfigur kommt dies nicht zum Ausdruck, da hier aus praktischen Gründen die Mandibelachse parallel zum Buchrand gerichtet ist.

dorsale Fläche nach der lateralen Außenseite zu wandert. Bei dieser Bewegung muß sich der Zapfen am hinteren Ende der Mandibel in seinem Lager drehen.

Der eigentliche Effekt, der bei der Rotation erzielt wird, ist der, daß der ventrale Rand der Mandibel, auf dem, wie wir gesehen haben, das Kaugeschäft des Organs wesentlich vor sich geht, nach der dorsalen Seite geschlagen wird. Da nun die Bewegung jeder Mandibel in der umgekehrten Richtung derjenigen ihres Partners vor sich geht, so ziehen bei der Rotation des Organs die beiden Kauflächen dicht nebeneinander vorbei, was zufolge hat, daß die zwischen den Mandibeln befindlichen Nahrungsbestandteile einerseits zermalmt, anderseits nach der Darmseite hingeschafft werden, ähnlich wie ein Gegenstand zerquetscht und weiterbefördert wird, der zwischen zwei sich in entgegengesetzter Richtung drehende Walzen gelangt. Mit dieser Bewegung ist noch ein andrer Effekt verbunden, der sich an den vier- und fünfzinkigen Klauen der Mandibeln geltend macht: Wir hatten gesehen (siehe S. 635 und Fig. 17, Taf. XXXIX), daß diese Gebilde gerade entgegengesetzt wie die dorsalwärts sich wendenden Kauflächen gerichtet waren (die ganze ventrale Rampe des Fußes bildet ja eine S-förmige Figur). Die Folge hiervon ist, daß bei der erwähnten Rotation die Klauen sich einander nähern, was gleichbedeutend ist mit dem Herbeiholen von Nahrungskörpern aus der Ferne.

2) Rotator 2.

Dieser Muskel ist in bezug auf seine Funktion, seinen Ursprung und seine Insertionsstelle dem vorhergehenden sehr ähnlich. Zweifellos unterstützt er dessen Wirkung. Er entspringt getrennt von Rot. 1, hinter ihm und weiter dorsalwärts, dicht neben den sog. Ocellen (nach den Befunden WILLEMS Nr. 24 sind es zusammengesetzte Augen), an der lateralen Wand des Kopfes, verschmälert sich etwas und begibt sich dann zur Insertion an den inneren Teil des dachförmigen Fortsatzes. Er besteht aus einer geringeren Anzahl dicht nebeneinander liegender Faserbündel.

Die beiden Rotatoren sind von FOLSOM auch bei *Orchesella cincta* gefunden und beschrieben worden. Sie lassen sich deutlich auf seiner Fig. 14 erkennen. Während dieser Forscher jedoch für unsern Rot. 2 ganz richtig findet »that its function is evidently to rotate the mandible in such a way as to raise the molar surface« hält er Rot. 1 für einen Abductor. Diese Auffassung frappiert um so mehr, als dieser Muskel in seinem Bau einen noch viel ausgesprocheneren Rotatorcharakter

aufweist, als der vorerwähnte: Seine Ursprungsstelle liegt zum Teil weit tiefer als selbst die Ventralfläche der Mandibel, so, daß er sich deutlich um diese herumwinden muß, um zu seiner Insertionsstelle an der Mitte der Dorsalfläche zu gelangen. Ich verstehe übrigens sehr wohl, wie FOLSOM zu der Annahme einer Abduktion bei der Mandibel kam. Wie wir noch sehen werden, besitzt der Oberkiefer zahlreiche starke Adductoren (nach FOLSOM allerdings nur einen jedoch sehr kräftigen Adductor). Man erwartet deshalb auch zunächst Muskeln an dem Organ zu finden, welche eine der Adduktion entgegengesetzte Wirkung ausüben, das sind aber für gewöhnlich die Abductoren. Hätte FOLSOM die vordere Articulation der Mandibel gekannt, so wäre er wohl kaum zu seiner irrigen Auffassung gekommen, da er dann auch gefunden haben würde, daß Insertions- und Ursprungsstelle von Rot. 1 ziemlich genau auf derselben Höhe mit dem Articulationspunkt liegen, was natürlich eine abduzierende Wirkung des Muskels ausschließt. Wir werden später sehen, daß trotz des Mangels einer Abduktion eine Adduktion vorhanden ist.

An dieser Stelle muß ich noch einer Bildung gedenken, die ich schon S. 637, bei Gelegenheit der Besprechung des Mandibelzapfens kurz erwähnt habe. Es handelt sich um eine Drüse von hantelförmiger Gestalt, siehe Taf. XXXIX, Fig. 21 und 22, die längs jeder Mandibel in jenem Winkel verläuft, den die beiden Rotatoren mit letzterer ventralwärts bilden (siehe Textfig. 6*b* *ha.Dr*). Diese Drüse besteht jederzeit aus nur acht, dafür aber sehr mächtigen Zellen mit großen, stark sich färbenden Kernen[1]. Ausführgänge existieren nicht, doch läßt sich trotzdem die secretorische Funktion der Zellen mit großer Deutlichkeit erkennen, wobei offenbar die Kerne eine hervorragende Rolle spielen. Ich sah Bilder, die mich außerordentlich an meine Befunde an den großen Dottermacromeren von *Nassa mutabilis* Nr. 5 erinnerten. Die Kerne zeigten sehr häufig die von KORSCHELT an den Spinndrüsen von Raupen beschriebenen pseudopodienähnlichen Fortsätze, sodann zahlreiche im Cytoplasma und dicht beim Kern, meistens in einem Hilus desselben gelegene Vacuolen, die zweifellos das Drüsensecret darstellen. Endlich finden sich auch hier jene bekannten Bilder, wo der Kern an einzelnen Stellen ohne Kontur und wie verwaschen erscheint. Da die Drüsenzellen — wie oben erwähnt — zu keinerlei Ausführgängen in Beziehung treten, so muß man annehmen, daß das Secret aus dem

[1] Die Länge der ganzen Drüse beträgt etwa 340 μ, die der einzelnen Drüsenzellen bis 80 μ.

Plasmaleib durch seinen Turgor nach außen gepreßt wird[1]. Was die Funktion der Drüsen anbelangt, so scheinen sie mir die Schmiersubstanz für die Kapsel zu liefern, in welcher der Zapfen der Mandibel sich bewegt, eine Aufgabe, die FOLSOM irrtümlicherweise der acinösen Drüse als Nebenleistung zuschreibt. Ich wurde zu meiner Annahme vor allem durch die Tatsache geführt, daß das Secret, infolge der eigentümlichen Lage der Drüse, unfehlbar an der Mandibel entlang und in die Kapsel fließen muß.

Seltsam ist es, daß diese gar nicht sehr kleine Drüse bisher von keinem Forscher, auch nicht von FOLSOM, erwähnt wurde. —

Wir kommen nun zu vier Rotatoren, welche die mächtigsten Muskeln der ganzen Mandibel darstellen. Sie sind nicht nur morphologisch, sondern auch physiologisch einander sehr ähnlich, da sie offenbar gemeinschaftlich, als Synergisten, wirken. Sie nehmen sämtlich mit breiter Fläche ihren Ursprung an der dorsalen Kopfwand, zum Teil sehr weit hinten, verschmälern sich dann und inserieren an einer gemeinschaftlichen Chitinsehne, die sich an die ventrale abgeflachte Ecke des Hinterteiles der Mandibel (die gegenüber der dorsalen Ecke weiter nach vorn liegt) anheftet.

3) Rotator 3.

Die Ursprungsstelle dieses Muskels liegt von allen vier Rotatoren am weitesten ventralwärts und nach hinten. Sie beginnt genau in der Mediane, in der beide Muskeln sich berühren. Die Insertion an der gemeinschaftlichen Sehne liegt am weitesten ventral gegenüber den Insertionsstellen der andern Rotatoren.

4) Rotator 4.

Dieser Muskel liegt zwischen dem vorigen und Rot. 5, weiter ventral als Rot. 5 und Rot. 6, jedoch dorsal von Rot. 3. Seine Ursprungsstelle liegt dorsalwärts in einiger Entfernung von der Mediane, etwa in der Gegend des hinteren Endes der tubulösen Kopfdrüse. Beide Muskeln überkreuzen sich in der Nähe ihrer Ursprungsstellen. Die Insertionsstelle liegt in der Mitte zwischen der von Rot. 3 und Rot. 6.

5) Rotator 5.

Er ist der kürzeste der vier Rotatoren. Die Ursprungsstelle des Muskels liegt an der dorsalen Medianlinie vor derjenigen von

[1] Hierfür sprechen auch jene deutlich nachweisbaren Formveränderungen an den Drüsenzellen: Im Zustand geringerer Secretfüllung sieht man letztere zusammen einen einheitlichen Körper bilden, während die Zellen im Maximum der Secretfüllung sich gegeneinander abkugeln (siehe Fig. 22, unten).

Rot. 3 und Rot. 4. Die Insertionsstelle liegt dicht hinter der Insertionsstelle von Rot. 6; dorsal von derjenigen von Rot. 3 und Rot. 4.

6) Rotator 6.

Dies ist der mächtigste der vier Muskeln. Er liegt am weitesten nach vorn und dorsalwärts. Seine Ursprungsstelle liegt fächerförmig ausgebreitet und ziemlich weit weg von der Medianlinie der dorsalen Kopfwand und je und je auf der Gegenseite, so daß beide Muskeln sich in ihren Anfangsteilen überkreuzen. Die Insertionsstelle liegt dorsal an der Sehne, die sie sich wohl am weitesten zu eigen macht.

Die Funktion dieser vier Muskeln besteht darin, die Mandibel derart rotieren zu lassen, daß ihre Molarfläche erst dorsalwärts und dann zur Seite wandert, wobei die Mandibel sich am Hinterende in ihrem Zapfen dreht und an ihrem Vorderteil in ihrem Kugelgelenk articuliert. Hieraus ist ersichtlich, daß die Rotation von Rot. 3 bis Rot. 6 die nämliche Richtung hat wie bei Rot. 1 und Rot. 2. Beide Muskelgruppen unterstützen sich also derart, daß, während die eine den vorderen Teil der Mandibel rotiert, die andre den hinteren Teil nach derselben Richtung dreht. Sie bilden demnach zwei Gruppen von Synergisten, die ihrerseits wieder zusammen eine synergistische Wirkung ausüben.

Aus der Menge der Muskeln (sechs Stück), welche die dorsal gerichtete Rotation ausführen, sowie ihrer Mächtigkeit, läßt sich zweifellos ein Schluß auf die Intensität dieser Bewegung fällen: Sie muß die energischste aller Bewegungen der Mandibel sein. Daraus darf man wohl wieder folgern, daß sie zugleich ihre wichtigste Leistung vermittelt.

Die Verhältnisse bei *Orchesella* decken sich hier wiederum nicht völlig mit denjenigen bei *Tomocerus*. Folsom erwähnt nur zwei Rotatoren, die an der Chitinsehne am abgestumpften Hinterende der Mandibel inserieren und an der hinteren dorsalen Kopfwand ihren Ursprung nehmen.

Der Rotation der Mandibel, wie ich sie eben beschrieben habe, steht nun nicht eine entsprechende Rotation im entgegengesetzten Sinne gegenüber — derart, daß die Molarflächen der Organe nach der ventralen Seite und dann seitlich gedreht würden — eine solche hätte ja auch für das Kaugeschäft den Nachteil, daß die Nahrungskörper vom Darmkanal wegbewegt würden —, sondern es finden sich nur Muskeln, welche eine Ausgleichbewegung zustande bringen, so daß der anfänglich (während der Ruhelage der Mandibel) vorhandene

Zustand wieder erreicht wird. Diese Ausgleichsbewegung besorgen vornehmlich:

7) Protrusor (und Rotator) 1.
8) Protrusor (und Rotator) 2.

Zwei schlanke Muskeln, die dicht nebeneinander entspringen und inserieren und während ihres ganzen Verlaufs parallel zueinander gehen, ohne jedoch miteinander zu verschmelzen. Ihre Ursprungsstellen liegen an der Lateralseite der vorderen Tentoriumarme, unterhalb der Articulationsstelle. Von hier verlaufen die Muskeln entlang der dorsalen Fläche der Mandibel und inserieren dann an deren hinterem Teil, am inneren Winkel der dorsalen dachartigen Rampe — also ungefähr gegenüber der Insertionsstelle der Rotatorensehne an der ventralen Mandibelkante.

Zweifellos muß jede Kontraktion beider Muskeln zu einem Vorstoßen der Mandibeln führen, wobei — wie wir gesehen haben — die Membran, welche das Lager für den Zapfen der Mandibel enthält, mit nach vorn genommen wird.

Eine zweite — mindestens ebenso wichtige Funktion beider Muskeln besteht darin, die durch Rot. 1 bis Rot. 6 erzeugte Rotation wieder aufzuheben, indem sie die Mandibeln in die von mir ale Ruhelage bezeichnete Stellung zurückführen. Sie geht ohne weiteres aus der Lage ihrer Insertionsstellen hervor.

Die beiden Muskeln sind von Folsom auch für *Orchesella* nachgewiesen worden. Ihre wichtige Funktion als Antagonisten, gegenüber den vorerwähnten Rotatoren, hat er nicht erkannt.

9) Rotator (und Retractor) 7.
10) Rotator (und Retractor) 8.

Zwei Muskeln, die ebenso wie Prot. 1 und Prot. 2 von der Ursprungsstelle bis zur Insertionsstelle einander parallel laufen. Sie entspringen an der Mediane der dorsalen hinteren Kopfwand in dem Zwischenraum, den die Rott. 6 durch ihre Überkreuzung bilden. Sie wenden sich dann lateralwärts und nach vorn und inserieren am äußeren Firstrand der vorerwähnten dorsalen Rampe am hinteren Teil der Mandibel (oberhalb der Insertionsstellen der beiden vorerwähnten Muskeln).

Beide Muskeln üben, wenn sie sich allein kontrahieren, einen der Wirkung von Rot. 1—Rot. 6 entgegengesetzten Effekt, daneben aber auch eine Wirkung als Retractoren aus. Es ist indessen auch wohl denkbar, daß Rot. 7 und Rot. 8 gemeinschaftlich mit Prot. 1

und Prot. 2 in Aktion treten und so als Antagonisten von Rot. 1—Rot. 6 wirken können. Alsdann werden sich allerdings die Retraktionskräfte gegen die Protrusionskräfte zum Teil oder vollständig aufheben, was ohne Schaden für die Rotation geschehen kann.

Für *Orchesella* fand FOLSOM einen Muskel (Fig. 14 3. *ret. rot*), der unsern beiden Rotatoren entsprechen dürfte; doch scheint seine Ursprungsstelle viel weiter nach hinten zu liegen als in unserm Fall.

11) Retractor 1 (2) } Zwillingsmuskeln[1].
12) Retractor 2 (3) }

Ihre Ursprungsstellen liegen weit nach hinten, seitlich von der Medianlinie, an der dorsalen Kopfwand. Die Insertionsstellen liegen hinter denjenigen der beiden vorigen Muskeln an dem First der Rampe. Ihre Funktion ist der von Prot. 1 und Prot. 2 entgegengesetzt, also eine Retraktion. Auch hier besteht als Nebenwirkung Rotation, für den Fall, daß Rot. 1—Rot. 6 vorher in Tätigkeit waren, jedoch im entgegengesetzten Sinne wie bei diesen. Eine Kombination der Wirkung von Rot. 1 und Rot. 2 mit derjenigen von Rot. 7 und Rot. 8 wird eine Verstärkung der Retraktion hervorrufen müssen.

Beide Muskeln lassen sich auch, nach FOLSOMS Abbildung (siehe Fig. 14 3 *ret. rot*) zu schließen, für *Orchesella* nachweisen.

Eine letzte umfangreiche Gruppe von Muskeln wird durch die Adductoren gebildet. Es sind fünf Paare, welche, da sie in ihrer Wirkung ziemlich einheitlich sind, auch gemeinschaftlich behandelt werden sollen.

13) Adductor 1.
14) Adductor 2.
15) Adductor 3. } Zwillingsmuskeln.
16) Adductor 4. }
17) Adductor 5.

Sie inserieren alle dicht beieinander an der inneren lateralen Wand der Maxillenhöhle, im hintersten Drittel des Organs. Obgleich die Muskeln in ihrem ganzen Verlauf benachbart bleiben, verschmelzen sie doch nicht miteinander und können deshalb auch nicht als verschiedene Bündel ein und desselben Muskels angesehen werden.

---

[1] Diese beiden Muskeln laufen so dicht nebeneinander her, daß ihre beiden Perimysien aneinander stoßen; obgleich sie keineswegs zu einer Einheit zusammenfließen. Es bleibt Geschmackssache, das Gebilde als einen Muskel oder als zwei Muskeln aufzufassen.

Dagegen spricht auch schon ihre sehr verschiedene Gestalt, sowie ihre ungleichen Ursprungsstellen.

Der breiteste der fünf Muskeln ist Add. 1. Er liegt dorsal von den übrigen. Seine Ursprungsstelle ist, infolge seiner großen Breite, sehr ausgedehnt. Sie beginnt am hinteren Teil der vorderen Tentoriumarme, also in der Gegend der Schlundcommissur, und setzt sich sodann auf den seitlichen Teil des Tentoriumkörpers fort, wobei sie lateral die Ausgangsstelle des mittleren dorsalen Tentoriumarmes benützt.

Direkt an diesen breitesten Adductor schließt sich Add. 5 an. Er ist nur etwa ein Drittel mal so breit wie ersterer — jedoch dicker. Sein Ursprung liegt ventralwärts vom Ursprung des Add. 1, und zwar am Basalteil der ventralen, mittleren Tentoriumarme. Die Insertionsstelle liegt ebenfalls ventral von derjenigen des breiten Adductors.

Den dünnsten der fünf Muskeln stellt Add. 2 dar, er liegt am weitesten nach vorn in der ventralen Muskellage. Seine Ursprungsstelle liegt genau hinter der Schlundcommissur. Sie wird von dem vorderen, mittleren Zapfen des Tentoriumkörpers gebildet.

Die beiden noch übrigen Muskeln Add. 3 und Add. 4 bilden ein Zwillingspaar. Sie stimmen in ihren Querschnitten völlig überein. Von Ursprungsstellen kann man bei ihnen kaum reden. Jeder der beiden Muskeln verschmilzt nämlich an seinem Ausgangspunkt mit seinem Pendant. Beide Verschmelzungsstellen liegen angeschmiegt an die Ventralwand des Tentoriumkörpers, kurz hinter der Commissur. Infolge dieser merkwürdigen Lage sind beide Muskeln zwischen der dorsalen Tentoriumwand und dem Unterschlundganglion eingezwängt. Die Muskeln der einen Seite scheinen dabei in die der andern Seite überzugehen. Trotzdem sind ihre Ursprungsstellen an einer Stelle fest mit dem Tentorium verbunden, und zwar durch Vermittlung eines unpaaren, medianen, feinen Fortsatzes, der sich an der ventralen Tentoriumwand erhebt und zur Vereinigungsstelle beider Muskeln hinbegibt.

Nach Folsom befindet sich an Stelle dieser fünf Muskeln bei *Orchesella* ein einziger Adductor, der am Tentorium seinen Ursprung nimmt und an der Innenseite der lateralen Mandibelwand inseriert. Ich kann mir nun kaum denken, daß Folsom diese fünf Muskeln bewußt als Faserbündel eines einzigen Muskels genommen hat. Sollten bei *Orchesella* dieselben Verhältnisse vorliegen wie bei *Tomocerus*, so müssen ihm von diesen Adductoren nur ungeeignete Präparate

vorgelegen haben, da er ja auch Prot. 1 und Prot. 2 als selbständige Muskeln behandelt, die doch viel nähere Beziehungen zu einander haben, als die meisten der fünf Adductoren. Für die Annahme, daß die beiden letzterwähnten Adductoren auch bei *Orchesella* vorkommen, scheint mir allerdings folgende Angabe des Autors zu sprechen: »In addition, several of its fibres pass under the tentorium and become continuous with similar fibres from the opposite mandible.«

Ich muß nun noch etwas näher auf die Wirkung der Adductoren auf die Mandibel eingehen, die durchaus nicht sofort aus deren Ursprungs- und Insertionsstellen zu erkennen ist:

Daß Folsom diese Muskeln richtig als Adductoren deutete, ohne ihre sehr eigentümlichen Beziehungen zu den Rotatoren und noch andre Momente zu kennen, halte ich direkt für einen Zufall, der wohl darauf zurückzuführen ist, daß jeder Forscher zunächst geneigt sein dürfte, bei Organen, die auf frühere Extremitäten zurückzuführen sind, ähnlich wie bei letzteren, Abductoren und Adductoren vorauszusetzen. Die einzigen Muskeln, die für letztere einigermaßen in Betracht kommen, sind nun die eben behandelten Adductoren.

Prüft man einen Frontalschnitt durch die Mandibelgegend auf die Lage und Insertion der Adductoren zu ihrem Organ hin (siehe Fig. 3, Taf. XXXIV meiner früheren Arbeit), so hat man zunächst den Eindruck, daß die erwähnten Muskeln gar keine Adductoren, sondern Abductoren seien, da ihre Insertionsstellen ja ganz am Hinterende der Mandibel liegen, und es den Anschein hat, als wenn der Hebelpunkt jene Articulationsstelle repräsentiere, die sich an der Mandibel durch einen kugeligen Höcker kenntlich macht, welcher auf den früher geschilderten Wulst an den vorderen Tentoriumarmen stößt. Dies wäre in der Tat auch richtig, wenn nicht eine andre Einrichtung die Abduktion zunichte machte und an ihrer Stelle eine Adduktion am Kopfende der Mandibel erzeugte. Diese Einrichtung stellen jene beiden festen Chitinblöcke dar, welche zu beiden Seiten der Labrumbasis liegen (siehe Fig. 3 *W* meiner früheren Arbeit), und welche die Aufgabe haben, den Klauenteilen der Mandibeln als Stütze zu dienen[1].

---

[1] Schon v. Olfers und Folsom haben die beiden nicht zu verkennenden dreieckigen Klötze an den Winkeln der Labrumbasis gesehen, doch nicht ihre Bedeutung erkannt. Folsom schreibt ihnen die aus den folgenden Zeilen hervorgehende Funktion zu:

»The mandibles, when at rest, are held in place by these protuberances, and the surfaces against which the mandibles are applied show stout parallel ridges, which perhaps hold the mandibles effectively.« — Er glaubt also, daß die

Indem hierdurch der Drehpunkt bei der Bewegung fast an das äußerste vordere Ende der Mandibel verlegt wird, entsteht ein Hebel mit sehr langem hinteren Arm (zu dem auch noch die Kauladen gehören) und verschwindend kleinem vorderen Arm. Die Folge hiervon ist, daß die Kontraktion der Adductoren in einer Annäherung beider Mandibeln an die Mediane zum Ausdruck kommen muß[1]. Das Gesagte wird noch nicht verständlich, wenn wir nur die auf Fig. 3 gezeichnete Stellung der Mandibel im Auge haben. Bei dieser Ruhelage läßt sich ja kaum noch eine bedeutendere Annäherungsbewegung der Mandibelladen erzielen, da diese ja schon fast bis zur Berührung einander genähert erscheinen. Die Aktionsmöglichkeit der Adductoren wäre deshalb in dieser Stellung eine höchst geringe. Das ganze Bild verschiebt sich jedoch sofort, wenn wir uns mit der Adduktion die von Rot. 1 — Rot. 6 erzeugte Rotationsbewegung vereinigt denken: Indem nämlich die ventral gerichteten Kauflächen beider Mandibeln nach der dorsalen Seite rotieren, entfernen sie sich naturgemäß voneinander, da die Wege, die sie beschreiben, ja auf der Peripherie zweier Kreise liegen, die sich dort, wo sich der Ruhepunkt befindet, am nächsten kommen. — Die Entfernung beider Kauflächen wird überdies noch verstärkt durch eine der Rotation der Rot. 1 und Rot. 2 parallel gehende Nebenwirkung, nämlich einen lateralwärts gerichteten Zug (der, wenn man will, als geringe Abduktionswirkung aufgefaßt werden kann)[2]. Diese beiden lästigen Begleiterscheinungen der Rotation, welche die mahlende Wirkung der beiden Kauflächen stark reduziert, wird nun durch die Tätigkeit der Adductoren aufgehoben, indem durch sie während der Rotation die Laden stets gegeneinander

---

Mandibeln die Lage zwischen den Blöcken nur während des Ruhezustandes einnehmen, was jedoch ein großer Irrtum ist, da die Hauptkaubewegungen in ihr vor sich gehen.

[1] Wenn ich mit mathematischer Genauigkeit vorgehen würde — was praktisch ohne Bedeutung wäre —, so müßte ich, trotz allem, unsre Adductoren zu Abductoren stempeln, denn abduziert wird immerhin noch ein winziger Teil der Mandibel, nämlich der Klauenteil, welcher jenseits des Stützpunktes hinausragt. Aber selbst diese Abduktion wird in ihrer Wirkung ausgelöscht — teils durch die mit ihr gleichzeitig in Aktion tretende Rotation von Rot. 1 — Rot. 6 — teils durch die eigenartige Drehung des Klauenteiles.

[2] Wir haben ja schon früher gesehen, daß die Articulationsstellen zwischen Mandibeln und vorderen Tentoriumarmen nicht bis zur Berührung fest miteinander verbunden sind und auch aus praktischen Gründen nicht sein können. Die Bänder sind genügend lang, so daß sowohl eine Entfernung beider Teile nach oben wie nach der Seite möglich ist.

gepreßt und so die günstigsten Bedingungen für die Zerkleinerung und Weiterbeförderung der Nahrungskörper geschaffen werden[1].

Das Labium.

Das Labium der Collembolen setzt zweifellos einer Deutung seiner Teile noch größere Schwierigkeiten entgegen als die I. Maxille. Betrachten wir zunächst einmal die äußere Gestalt der *Tomocerus*-Unterlippe (siehe Textfig. 7). Sie stellt eine deutlich paarige Bildung dar, die durch eine mediane Furche in zwei kongruente Stücke geteilt wird. Die mittlere Partie wird von einem meist rhombenförmigen Schild (*Sch*) eingenommen, der hinten an eine ausgedehnte Fläche stößt, welch letztere die ganze ventrale Partie des Kopfes bildet, seitlich ohne Unterbrechung in die Wangen übergeht und, außer der durch die Ventralrinne (*Ventr*) bedingten Gliederung in zwei kongruente Abschnitte, keinerlei Differenzierungen aufzuweisen scheint.

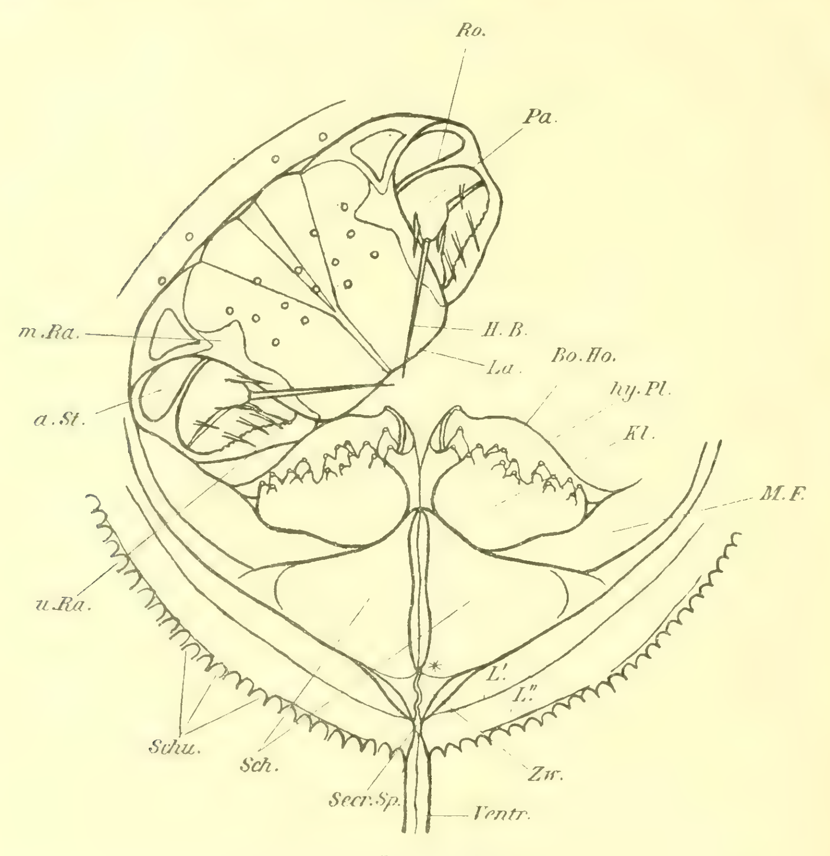
Das Aussehen des Schildes variiert beträchtlich. Meist besitzt er allerdings, wie erwähnt, eine rhombenähnliche Gestalt. Es kommt jedoch häufig vor, daß die nach vorn das Gebilde abgrenzenden Chitinfalten lateralwärts nicht ganz scharf verlaufen, so daß dann die Figur nicht mehr geschlossen erscheint (Textfig. 7). Dem gegenüber stehen jedoch Befunde, wo der Rhombus nach allen Seiten gut abgegrenzt ist. Eine wahrscheinlich ursprünglichere Form stellt ein Schild dar, bei dem die lateralen Ecken breit abgerundet sind. Ein solches Gebilde ist auf Textfig. 8 wiedergegeben. Der Rand wird hier von einem dicken Chitinsaum gebildet, der dem von ihm eingeschlossenen Teil durchaus das Aussehen eines abgegliederten Organteiles gibt.

Rechts und links grenzt der Schild an je eine wallartige Bildung, die Mundfalte (*M.F*), welche lateral die inneren Kauorgane, gleichsam wie eine schützende Mauer, von der Außenwelt abschließt (siehe auch Fig. 1, Taf. XXXVI). Sie zeigt an ihrem oberen Ende ein nach innen gebogenes abgegliedertes Stück (ebenda *a.St*), das an dem Winkelteil des Labrums befestigt ist (vgl. hiermit Textfig. 7 *a.St*) — es ist dies eine Bildung, die bisher von keinem Forscher beobachtet worden ist.

[1] Um mir diese komplizierten Verhältnisse klar zu machen, habe ich mit Vorteil ein einer Mandibel möglichst genau nachgebildetes Wachsmodell benutzt, das mir gestattete, alle oben geschilderten Bewegungen eingehend zu studieren. Ich empfehle diese Methode allen Herren Fachgenossen, die sich für den Gegenstand interessieren, und denen meine Erläuterungen noch nicht hinreichende Klarheit verschafft haben.

Oben sehen wir endlich den Schild jederseits von je einer halbkreisförmigen, abgerundeten Klaue begrenzt.

Alle bisher beschriebenen Teile sind über und über von steifen Borsten bedeckt, die wohl Tastempfindungen vermitteln dürften.



Textfig. 7 (Vergr. etwa 142 ×).

Die chitinösen Teile der von außen sichtbaren Mundorgane von *Tomocerus*. Der linke Rost wurde von der Mundfalte losgelöst, so daß sämtliche Teile flächenhaft ausgebreitet werden konnten. *a.St*, von der Mundfalte abgegliedertes Stück; *Bo.Hö*, Borstenhöcker (die Borsten wurden weggelassen); *H.B*, Hauptborste; *hy.Pl*, hyaline Platte; *Kl*, Klauenteil; *L'* und *L''*, zwei Falten der Chitinhaut; *La*, Labrum; *M.F*, Mundfalte; *m.Ra*, mediale Rampe; *Pa*, Palpus; *Ro*, Rost; *Secr.Sp*, Secretspalte; *Sch*, Schild des Labiums; *Schu*, Schuppen; *u.Ra*, untere Rampe; *Ventr*, Ventralrinne; *Zw*, Zwickel; *, Anfangsstelle der Secretrinne.

Eine besondere Stellung unter diesen Borsten nehmen diejenigen ein, welche am freien Ende der Klauen auf bestimmt geordneten Papillen stehen (Textfig. 7 *Bo.Hö*). Auf jeder Klaue finden sich fünf größere Erhebungen, von welchen wieder eine feste Zahl kleinerer Zacken in

stets wiederkehrender Anordnung ausgehen, die zusammen jederseits 17 Borsten tragen (Textfig. 8).

Trotz der anscheinend innigen Verschmelzung der hinteren Teile beider Labialhälften haben sich doch auch diese eine gewisse Selbständigkeit bewahrt. Auf Querschnitten sieht man, daß sich in der Medianfurche des Schildes die beiden Chitinplatten nach innen umschlagen und sich – teils parallel miteinander verlaufend, teils miteinander verbackend — zur Glossa begeben, mit deren Ventralfläche sie (wie wir oben gesehen haben) verwachsen. Die Ventralrinne, die unmittelbar unterhalb des Schildes beginnt, muß — wenigstens soweit sie am Kopf verläuft — als ein Spaltraum angesehen werden, der, bei Verschmelzung der beiden unteren Labialteile, stehen blieb und sich erst später zu der erwähnten, von mir an andrer Stelle eingehend beschriebenen, eigenartigen Bildung umwandelte[1].

Auf die relative Selbständigkeit auch der mittleren Labiumpartie weist ferner die von mir beobachtete Tatsache hin, daß bei der Häutung der Unterlippe beide Hälften bis zum hinteren Ende des Schildes auseinanderspringen. Ihre Vereinigung besteht demnach nur in einer zeitweiligen Verklebung.

Bevor ich mich nun zur Muskulatur und zur Funktion der II. Maxille wende, muß ich mich zunächst mit der Deutung seiner verschiedenen Teile beschäftigen. Die Homologisierung letzterer mit den Stücken des Normallabiums ist theoretisch möglich, darf jedoch, nach dem jetzigen Stand unsrer Kenntnis des Collembolenlabiums, nicht als ein für allemal richtig hingestellt werden. Gerade hier wären nähere embryologische Untersuchungen, welche Aufschluß über die Art der Verschmelzung der einzelnen Teile gäben, sehr am Platze[2]. Leider sind wir ausschließlich auf die sonst sehr verdienstvollen entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen Folsoms an *Anurida maritima* angewiesen, — leider — weil diese Form gerade ein sehr stark vereinfachtes Labium besitzt: Weder im ausgewachsenen Zustand, noch während eines Entwicklungsstadiums, hat bei ihr die II. Maxille einen Klauenabschnitt. Allerdings existiert später eine rhombenähnliche Platte, die, dem Aussehen und der Lage nach, unserm Schild entspricht

[1] Siehe meine Arbeit über den Ventraltubus.

[2] Mit Recht weist Folsom in seiner Entwicklungsgeschichte von *Anurida maritima* an dem Beispiel von *Campodea* nach, wie die rein anatomischen Verhältnisse am ausgewachsenen Tier manchmal nicht nur keinen Aufschluß über den Wert der einzelnen Teile des Labiums geben, sondern sogar direkt zu Trugschlüssen verleiten können.

(siehe FOLSOM II. Taf. VII, Fig. 43). Embryonal wird hier das Labium als zweilappiges Gebilde angelegt, aus dem seitlich je eine Ausstülpung — der Palpus — hervorgeht, der im Lauf der Entwicklung wieder rückgebildet wird. Somit entsteht bei *Anurida* die gesamte Unterlippe aus zwei gleichförmigen Ausstülpungen, an welchen später nicht einer der typischen Labiumabschnitte zu erkennen ist. Die schildähnliche Bildung bei *Anurida* wäre demnach nur eine spätere Erwerbung[1]. Über die wichtige Frage, wann und wie sie zuerst auftritt, macht FOLSOM leider keine Angaben.

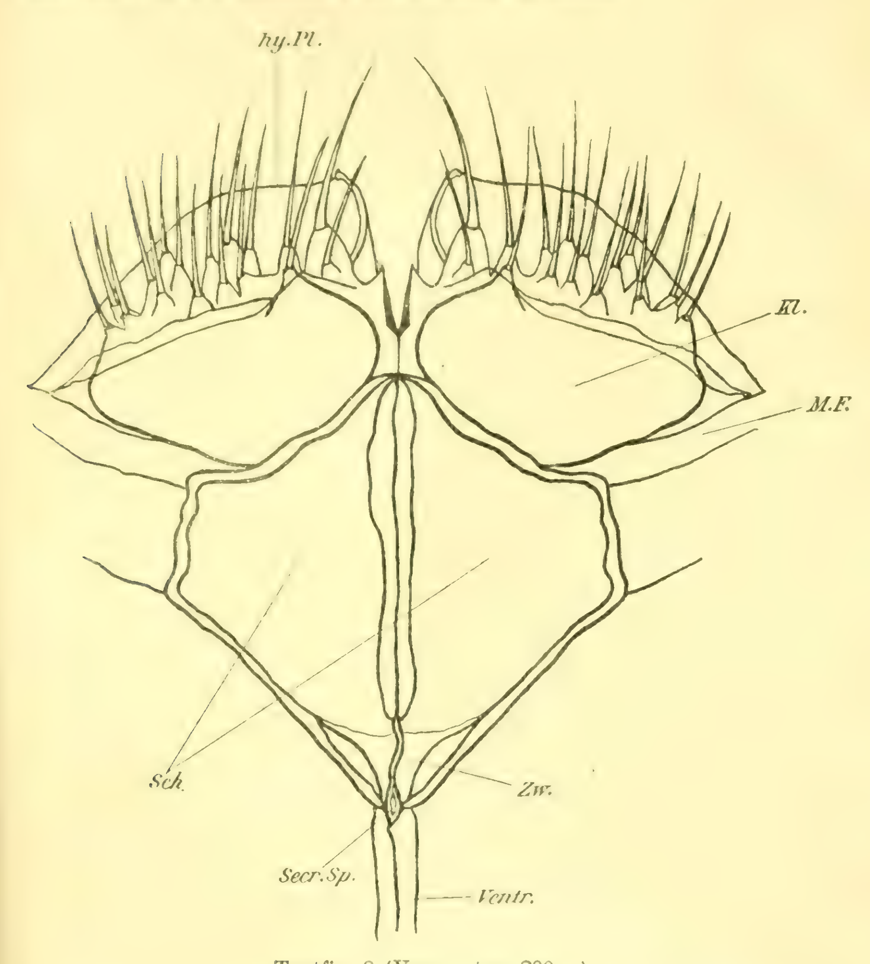
Sind die Verhältnisse bei *Anurida* auch sicher sehr wenig ursprünglich, so hat doch wahrscheinlich eine Beobachtung FOLSOMS für die gesamte Collembolengruppe allgemeine Bedeutung, nämlich: that »practically the entire ventral surface of the head is labial in origin, because the original bases of the second maxillae extended quite to the first pair of legs; an inconsiderable, if any, portion of the germ band intervening between them«, eine Tatsache, die, soweit ich das bis jetzt verfolgen konnte (die ältesten Embryonalstadien fehlen mir noch), auch für *Tomocerus* zutrifft.

Nehmen wir diese Beobachtung als Ausgangspunkt und bleiben wir ferner bei der Voraussetzung, die — wie mir scheint — von allen Insektenforschern geteilt wird, daß das Labium der Collembolen aus einer Bildung hervorgegangen ist, die ehedem alle wesentlichen Teile des Normallabiums besaß, so sind nach meiner Ansicht die einzelnen Abschnitte der Unterlippe von *Tomocerus* folgendermaßen zu deuten:

Die vordere höckerige Partie des Organs repräsentiert den Klauenteil. Wahrscheinlich haben wir in ihm das Verschmelzungsprodukt von Galea und Lacinia, da, offenbar schon in früherer Zeit, weitgehende Vereinfachungen am Collembolenlabium stattgefunden haben müssen. Daß eine hyaline Platte, die hinter der Klaue liegt (siehe Textfig. 7 u. 8 *hy.K*), und die bisher nur von WILLEM erwähnt

[1] Ich muß sagen, daß ich mich dieser letzteren Folgerung, die übrigens FOLSOM selbst nicht direkt ausgesprochen hat, sondern nur aus der Reihenfolge und Art seiner Figuren erschließen läßt, am schwersten anzuschließen vermag. Vielleicht ist dem sonst so gut beobachtenden Forscher hier eine frühe Differenzierung entgangen, was ja bei der Winzigkeit und Zartheit des Objekts sehr leicht verständlich wäre. Daß die Verhältnisse für *Tomocerus* embryonal ganz anders liegen, kann ich hier verraten. Ohne meinen späteren diesbezüglichen Untersuchungen weiter vorzugreifen, will ich nur noch erwähnen, daß bei dieser Form nicht mehrere Abschnitte entwicklungsgeschichtlich nachzuweisen sind.

worden ist, ehedem zum Labium gehörte, scheint mir unwahrscheinlich, da ihre Lage hinter dem Organ nicht dafür spricht. Sie scheint mir sich von der Mundfalte abgespalten zu haben.



Textfig. 8 (Vergr. etwa 290 ×).

Das Labium von *Tomocerus*. Der Schild ist hier ein vollständig abgegrenztes Gebilde. Bezeichnungen wie auf Textfig. 7.

Der auf die Klaue folgende Abschnitt, der Schild, ist als Mentum aufzufassen, wobei zu beachten bleibt, daß der ursprüngliche Stipescharakter beider Hälften noch in deren medianer Sonderung zum Ausdruck kommt. Alles was hinter dem Schild an der ventralen Seite des Kopfes liegt, muß als Submentum betrachtet werden, das durch die Ventralrinne in zwei kongruente Hälften geschieden wird. Dies

bedingt allerdings zugleich auch die Annahme, daß sämtliche Grenzpartien des Submentums, mit alleiniger Ausnahme der vorerwähnten, so vollständig mit ihrer Umgebung verschmolzen sind, daß sich beim erwachsenen Tier keinerlei Andeutung mehr davon vorfindet.

Was nun den Palpus der II. Maxille anbelangt, so bin ich geneigt, an seine gänzliche Rückbildung zu glauben, wie dies bereits von Folsom für *Anurida maritima* nachgewiesen worden ist. Jenen Zipfel, der sich lateral, von der Klaue, in ihrer unmittelbaren Nachbarschaft (gelegentlich) erhebt, dafür anzusprechen, kann ich mich nicht entschließen, da er zweifellos zur Mundfalte gehört, die sich ja schon embryonal dicht bis zur II. Maxille heranbegibt, um mit ihr zu verwachsen.

Außer mir haben sich bisher nur Folsom und Willem des näheren mit der Deutung der Labiumabschnitte beschäftigt. Mit keinem dieser Forscher stimme ich überein, wie anderseits beide unter sich wieder in ihren Anschauungen weit auseinander gehen.

Was zunächst Folsom anbelangt, so zeigt seine Fig. 24, Taf. III Verhältnisse, die bis auf einen Punkt im wesentlichen mit meinen Befunden bei *Tomocerus* übereinstimmen. Der Unterschied besteht nur darin, daß er jenen Teil, welchen ich als das Homologon der Klaue (Galea und Lacinia) auffasse, als in zwei Abschnitte zerfallen zeichnet, derart, daß ein oberer mit Borstenhöckern versehener Teil von einer unteren abgeflachten Platte durch eine quere Chitinfalte geschieden wird. Die Deutung dieser Teile unterscheidet sich dafür um so mehr von der meinigen. Der Forscher betrachtet nun den Terminalteil nicht etwa als das Derivat der äußeren und inneren Lade, sondern als sessil gewordenen Palpus, den daran anschließenden Abschnitt als Mentum und den folgenden als Submentum. Als letzteres gilt ihm überdies nicht der rhombische Schild, sondern das ganze Stück, das zwischen seiner unteren Mentum- und seiner unteren Submentumgrenze liegt. Hiermit stimmt seine Ansicht überein, that this »third region is laterally fixed to the clypeus«. Die Linie, welche oben seitlich den Rhombus abschließt und öfters gegen das Ende undeutlich wird, scheint ihm allerdings die Verhältnisse zu komplizieren.

Ich habe nun, um zunächst die sachlichen Differenzen zwischen unsern beiden Formen aufzuklären, das Labium von *Orchesella* (*cincta* und *rufescens*) an mit meinen Methoden behandelten Objekten zu wiederholten Malen studiert, ohne jene oben erwähnte Chitinfalte finden zu können. Die Verhältnisse an der Unterlippe beider Collem-

bolen stimmen so ausgezeichnet überein[1] (was bei zwei so nahe verwandten Tieren auch gar nicht anders zu erwarten war), daß ich nicht zögere, die oben vorgetragene Deutung der Labiumabschnitte auch auf *Orchesella* zu übertragen. Gegen die FOLSOMsche Ansicht würde auch dann, wenn die erwähnte Grenzlinie[2] vorhanden wäre, mancherlei sprechen. Zunächst erscheint es schon von vornherein unwahrscheinlich, daß der ehedem wichtigste und auch kräftigste Teil des Normallabiums — die Klaue — zurückgebildet wurde, während der mehr accessorische Palpus erhalten blieb. Sodann sprechen auch FOLSOMS eigne spätere (oben zitierte) embryologischen Befunde an *Anurida* gegen die Ansicht, daß mit der unteren Grenze des Schildes das ganze Labium nach hinten abschließt.

Wenden wir uns nun zu WILLEM, so bin ich, — was seine morphologischen Befunde anbelangt — bis auf einen Punkt mit ihm in Übereinstimmung. Anders verhält es sich allerdings mit seinen Deutungsversuchen. Er hat die Labien von *Sminthurus* und *Orchesella* studiert. Bei letzterer Form konnte er, ebensowenig wie ich, die fragliche Trennungslinie an der Klaue finden. Bei der Deutung der einzelnen Teile unterläuft ihm nun aber ein böser Lapsus: Außer den drei Hauptabschnitten — der Klaue (Galea + Lacinia), dem Mentum und dem Submentum (vom Palpus abgesehen), sucht er nämlich am Labium noch nach einem vierten Abschnitt, der zwischen Klaue und Mentum gelegen sein soll, und den er als Stipes bezeichnet, wobei er vergißt, daß das Mentum ja eben aus der Verschmelzung der Stipites hervorgeht. Natürlich fallen mit diesem Versehen seine ganzen Homologisierungsversuche ins Wasser. Trotzdem muß ich hier näher auf sie eingehen, da er beim Vergleich der Labien von *Orchesella* und *Sminthurus* zu einer Ansicht gelangt, die — wenn sie richtig wäre — auch bei meinen Deutungsversuchen berücksichtigt werden müßte.

Für *Sminthurus* homologisiert er (wie ich) den Terminalteil mit

[1] Die Unterschiede beider Labien sind sehr geringfügig: Abgesehen davon, daß *Orchesella* keine Schuppen besitzt, lassen sich auch zweierlei Borsten an ihrer Unterlippe erkennen (was mir auf deren funktionelle Verschiedenheit hinzuweisen scheint). Am Terminalteil finden sich nämlich einfach zugespitzte Borsten, an den übrigen Partien des Organs solche, an deren Seiten sich wieder kleine starre Härchen erheben.

[2] Wahrscheinlich hat FOLSOM als die fragliche Falte die obere Grenzlinie der Mundrampe angesehen, die sich ja bis hinter das Labium erstreckt. Er mußte diese Linie alsdann allerdings an die Oberfläche der Unterlippe verlegen, ein Beobachtungsfehler, der sehr leicht gemacht werden kann, da die Klaue ziemlich dünn und zudem sehr durchsichtig ist.

der Klaue, den Schild und dessen seitliche Fortsetzung mit den Stipites (!), einen Abschnitt, der hinter den letzteren durch eine Falte abgegrenzt sein soll, mit dem Mentum, und eine vierte, ebenfalls wieder durch eine Linie nach hinten abgeteilte Partie, mit dem Submentum (siehe seine Textfig. 2). Dem Mentum homolog soll nun bei *Orchesella* ein dreieckiger kleiner Teil sein, der hinter dem Schild, und zwar in einer Vertiefung, zu liegen kommt. Das Submentum hingegen soll sich an letzteren nach hinten anschließen. Uns interessiert nun I., daß *Sminthurus* hinter dem Schild noch zwei gut abgegrenzte Abschnitte haben soll, und II., daß der erwähnte Zwickel bei *Orchesella* einem Segment entsprechen soll.

Was Punkt I anbelangt, so ist es tatsächlich richtig, daß bei *Sminthurus* hinter dem Schild noch zwei feine Fältchen auftreten, wenn auch keineswegs von der Deutlichkeit der hinteren Schildgrenze. Diese Fältchen schließen jedoch kaum den Stücken des Normallabiums homologe Abschnitte ein. Erstens weil dann ja die II. Maxille vier Hauptstücke hätte, während sie nur deren drei besitzt, und zweitens, weil dann ein großer Teil der Ventralseite des Kopfes (der hintere) nicht vom Labium bedeckt wäre, wogegen die Folsomschen embryologischen Befunde bei *Anurida* sprechen. Nun könnte man ja allerdings entgegnen, daß sich hier vielleicht *Sminthurus* von *Anurida* unterscheide, aber dies dürfte wohl nicht der Fall sein, da — auch bei *Orchesella*, ebenso wie bei *Tomocerus*, *Isotoma*, *Degeeria* und noch andern Formen, die ich daraufhin untersucht habe, die beiden fraglichen hinter dem Schild gelegenen Linien an der Unterlippe auftreten, und ich bereits für *Tomocerus* gefunden habe, daß hier — ebenso wie bei *Anurida* — sich das Labium während der Embryonalperiode über die ganze ventrale Kopffläche ausdehnt. Allerdings muß ich erwähnen, daß jene Fältchen bei den zuletzt erwähnten Formen lange nicht so gut ausgebildet sind, wie dies meist bei *Sminthurus* der Fall ist. Sie lassen sich jedoch in den allermeisten Fällen am Labium nachweisen, und zwar am besten mit der Holzessigmethode, bei vorheriger sorgfältiger Entfernung aller Fleischteile. Bei gut gelungenen Präparationen sieht man, daß die vordere Linie unterhalb des Zwickels verläuft (siehe Textfig. 7 *L'*), wobei häufig dessen Spitze in ihr zu liegen kommt. Die zweite Linie (*L''*) fällt zusammen mit der vorderen Borstengrenze des hinteren Labiumabschnittes (die sich ja keineswegs an der hinteren Schildgrenze befindet). Dieses Fältchen ist meist ganz rudimentär, währenddem das vordere Gebilde fast immer (oft selbst ohne besondere Methoden), wenigstens streckenweise, nachzuweisen ist.

Hiermit wird also die Homologisierung des Stückes *m* mit dem Zwickel hinfällig.

Nun zu Nr. II. — Trotzdem könnte ja aber diese dreieckige Figur einen besonderen Abschnitt einschließen.

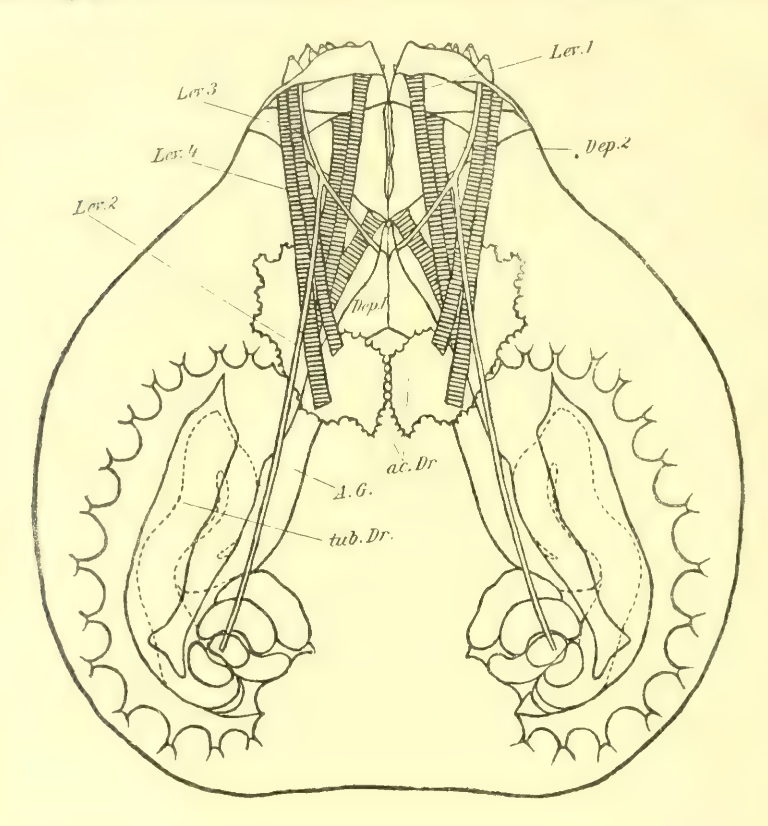
Die genaue Untersuchung dieses Teiles lehrt jedoch, daß er lediglich durch die Ableitung des Secrets der großen unteren Kopfdrüsen in die Ventralrinne — siehe Textfig. 7 und 8 — erzeugt worden ist. Letzteres fließt nämlich in dem Zwickel durch einen Spalt, der durch die beiden oben erwähnten medialen Lamellen gebildet wird, nach außen und in den Kanal. Wenngleich nun der Abfluß des Secrets auch vorwiegend am unteren Teil der Öffnung geschieht (siehe Textfig. 8 *Secr. Sp*), so werden doch bei diesem Vorgang auch die ganzen übrigen Teile des Spaltes bis zum Punkte * (Fig. 7), an dem die verdickten Ränder beider Lamellen verkleben (oder auch zeitweilig verwachsen) in Mitleidenschaft gezogen. Diese Bewegung überträgt sich dann naturgemäß auch auf die angrenzenden seitlichen Partien, wodurch eine Einsenkung und scheinbare Abgrenzung der Zwickelpartie gegenüber den oberen Teilen des Schildes zustande kommt. Mit den Veränderungen am Secretspalt hängt wohl auch die Tatsache zusammen, daß die Chitinhaut im Zwickelteil meist sehr dünn ist, ja, daß sie gelegentlich ganz schwindet, so daß dann auf einem Chitinpräparat, an Stelle eines kleinen Abschnittes, ein veritables Loch ausgespart erscheint, das von den beiden Lamellen der Secretrinne in der Mitte durchzogen wird.

Die Bewegungen des Labiums sind, infolge seiner stark vereinfachten Organisation, nur wenig kompliziert. Sie bestehen im wesentlichen in einem Vorstrecken und Zurückziehen der Unterlippe. Sie werden erzeugt durch die Tätigkeit von sechs Paar symmetrisch angeordneter Muskeln, die sich insgesamt in zwei Kategorien einteilen lassen: in Depressoren und in Levatoren. Daß auch der Elastizität der Chitinteile hierbei eine gewisse Rolle zugeschrieben werden muß, geht gleich aus dem Mangel eines Antagonisten für Depressor 1 hervor. Siehe die Textfig. 9 und 10*a*—*c*,

1) Depressor 1.

Der kräftigste, aber auch der kürzeste der sechs Muskeln. Er nimmt seinen Ursprung in nächster Nähe von Levator 3 am weitesten nach vorn am ventralen inneren Rand des Zungenbeins, begibt sich dann bauchwärts zur Mediane und inseriert in der Nähe der Medianlamellen an den hinteren verdickten Rändern des Schildes (des Zwickels). Die

Kontraktion beider Muskeln verursacht ein Öffnen des Mundes. Ihre Erschlaffung gleicht durch Elastizitätswirkung diese Bewegung wieder aus[1].



Textfig. 9 (Vergr. etwa 107 ×).

Die ventrale Fläche des *Tomocerus*-Kopfes mit dem Labium von innen gesehen. *A.G*, Ausführgang der großen tubulösen Kopfdrüse; *Dep.1—Dep.2*, Depressoren; *ac.Dr*, globuläre Drüse; *tub.Dr.*, tubulöse Drüse; *Lev.1—Lev.4*, Levatoren.

Alle übrigen Muskeln inserieren nur an der Klaue, dürften also auch vornehmlich dort nur ihre Wirkung ausüben.

2) Depressor 2.

Er nimmt seinen Ursprung ventral an der Innenfläche des Zungenbeins, ziemlich weit nach hinten, an der Stelle, wo letzteres durch ein

[1] Es ist einleuchtend, daß die Wirkung beider Muskeln sich nicht nur auf das Gebiet vor der hinteren Schildgrenze erstreckt, sondern noch ein Stück weit hinter sie. Es erfolgt hierbei eine Abbiegung der vorderen Partie des Submentums, welche zum Entstehen jener beiden Fältchen führen kann, die nach WILLEM bei *Sminthurus* das Submentum nach vorn und hinten abgrenzen.

chitinöses Ligament mit dem Ausführgang der großen tubulösen Kopfdrüse verbunden ist. Die Insertionsstelle liegt an der Basis der Klaue, nicht allzu weit von der Medianebene. Der Muskel bewirkt ein Abwärtsneigen der Klaue. (Während also Dep. 1 eine Lageverschiebung der ganzen Unterlippe bewerkstelligt, verschiebt Dep. 2 nur den Klauenteil.)

Die nun folgenden Levatoren haben sämtlich die Aufgabe, die Klaue nach innen zu schlagen, eine Bewegung, welche bei Einführung der Nahrung in den Mund von größter Bedeutung ist. Sie geht unmittelbar aus Textfig. 9 hervor.

3) Levator 1.

Ein Muskel, dessen Ursprungsstelle von allen Levatoren am meisten nach innen liegt. Sie befindet sich ziemlich weit hinten an der Medianseite des Zungenbeins. Die Insertionsstelle liegt an der Klaue am weitesten gegen die Mediane zu.

4) Levator 2.

Dies ist der dünnste der sechs Labiummuskeln, zugleich aber auch der eigenartigste, da er aus zwei weit divergierenden Ästen besteht, die sich erst vorn zu einem unpaaren Muskel vereinigen. Der Ursprungsort des kürzeren Astes liegt an der Medianfalte der Unterlippe, genau an der vorderen Spitze des unpaaren Terminalteiles der Leitungsgänge der großen tubulösen Kopfdrüsen. Dieser Ast vereinigt sich etwa in der halben Höhe des Schildes mit dem enorm langen, dünnen lateralen Ast, dessen Ursprungsstelle ganz hinten auf der Spitze des zusammengerollten Ganges der tubulösen Drüse liegt. Die Insertionsstelle liegt dicht neben jener des folgenden Muskels am lateralen Winkel der Klaue.

5) Levator 3.

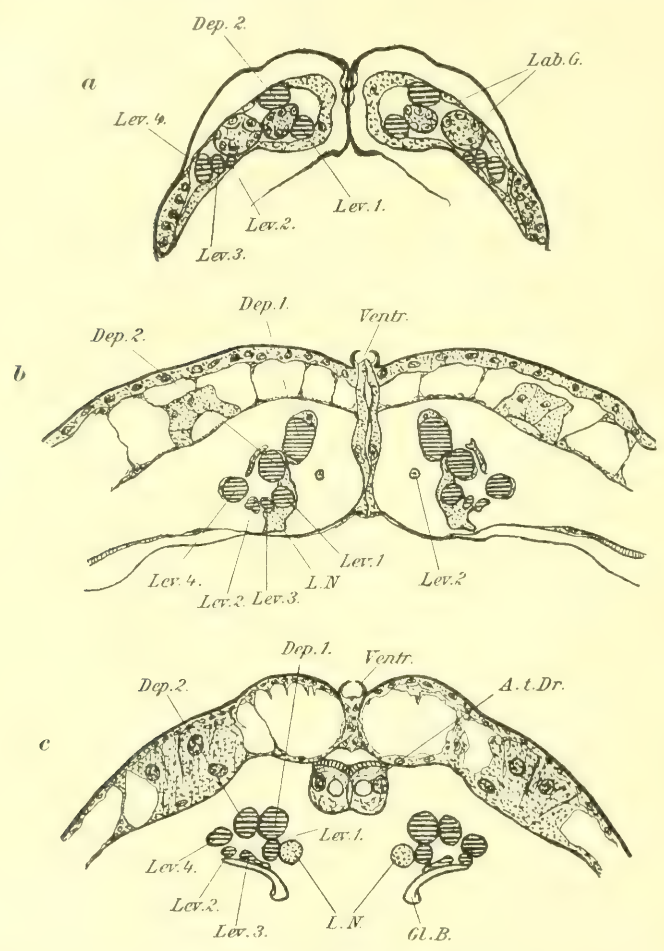
Er nimmt seinen Ursprung an der Ventralseite des vorderen Teiles des Zungenbeins, dort, wo es sich von der Glossa emanzipiert. Seine Insertionsstelle liegt zwischen den Insertionsstellen von Lev. 2 und Lev. 5 an der lateralen Partie der Klaue.

6) Levator 4.

Dieser Muskel wird an Länge nur durch den lateralen Ast des Lev. 2 übertroffen. Er nimmt seinen Ursprung am chitinisierten Ausführgang der tubulösen Drüse, in der Gegend der ventralen mittleren Arme des Tentoriums, an einer Stelle, von welcher ein Ligament

ausgeht, das sich an diesen befestigt. Die Insertionsstelle des Muskels liegt am lateralen Winkel der Klaue.

Von sämtlichen Organen, die bisher behandelt wurden, zeigt das Labium von *Tomocerus*, bezüglich seiner Muskulatur, die größten



Textfig. 10 *a*—*c* (Vergr. etwa 208 ×).

Querschnitte durch das Labium mit seinen Muskeln. *A.t.Dr*, Vorderteil des Ausführganges der tubulösen Drüse; *Dep.1—Dep.2*, Depressoren; *Gl.B*, Glossabein; *Lab.G*, Labialganglion; *Lev.1—Lev.4*, Levatoren; *L.N*, Labialnerven; *Ventr*, Ventralrinne.

Abweichungen gegenüber den Befunden Folsoms an *Orchesella*. Abgesehen davon, daß dieser Forscher nur fünf Muskelpaare verzeichnet, läßt sich von ihnen auch nicht ein Paar widerspruchslos mit einem

solchen bei *Tomocerus* homologisieren. Merkwürdig ist es allerdings, daß anderseits auf gewissen Querschnitten durch das Labium die Muskeln beider Formen in Lage und Anordnung auf das überraschendste miteinander übereinstimmen. Dieser Umstand gibt mir die Veranlassung, dennoch einen Homologisierungsversuch zu wagen, zumal ich — ich gestehe es offen — nicht recht an alle diese Differenzen glaube.

Unser Dep. 1 mag mit Folsoms »posterior depressor« verglichen werden, der ebenfalls dicht an der Medianebene und ziemlich weit hinten inseriert. Seine Ursprungsstelle liegt jedoch nicht am Zungenbein, sondern an der Dorsalfläche der chitinösen Wandung der großen tubulösen Kopfdrüse. Lev. 1 entspricht der Lage nach dem »mesal elevator«. Während die Insertionsstellen einander ähneln, liegt die Ursprungsstelle bei *Orchesella* statt am Zungenbein an dem vorerwähnten Drüsenausführgang. Dep. 2 entspricht, wenn man die Lage der Muskeln untereinander im Auge hat, Folsoms »anterior depressor«; aber weder Ursprungsstelle noch Insertion beider Muskeln scheinen miteinander übereinzustimmen. Bei *Tomocerus* entspringt er am Zungenbein, bei *Orchesella* am Drüsenausführgang. Die Insertion liegt am Labium der letzteren viel weiter nach hinten als bei unsrer Form. Für unsern merkwürdigen Lev. 2 läßt sich nach der Darstellung Folsoms kein Homologon finden. Allerdings erscheint es auffällig, daß er auf seinem Querschnitt Fig. 30 als »middle elevator« einen zweiteiligen Muskel zeichnet, der ganz gut unsern Lev. 3 + den langen Ast des Lev. 2 darstellen könnte. Wahrscheinlich ist Folsom der kurze Ast, sowie die Selbständigkeit des ganzen Muskels, der ja von allen Labiummuskeln den geringsten Durchmesser aufweist, entgangen. — Lev. 3 würde, seiner mittleren Lage nach, dem am meisten medianwärts gelegenen Teil des Folsomschen »middle elevator« entsprechen. Auch die Insertionsstelle ist eine ähnliche wie bei *Tomocerus*; doch stimmt wieder die Ursprungsstelle nicht, die bei unsrer Form am Zungenbein liegt, während sie sich bei *Orchesella* am hinteren Arm des Tentoriums befinden soll. Während bei unsrer Form dieser Muskel der zweit kürzeste ist, erscheint er bei Folsom länger als irgend einer der vorher geschilderten. — Lev. 4 läßt sich noch am besten bei *Orchesella* wiedererkennen. Er stimmt ziemlich überein mit dem »lateral elevator« des Forschers, der ebenfalls lateral an der Klaue inseriert und auf dem chitinisierten Ausführgang der großen tubulösen Kopfdrüse seinen Ursprung nimmt; nur ist er nicht der längste aller Labiummuskeln, wie Folsom für *Orchesella* behauptet.

Beobachtungen am lebenden Objekt.

Es wäre sicher von großem Interesse, die Kauwerkzeuge der Collembolen in voller Tätigkeit bei der Nahrungsaufnahme zu beobachten; indessen setzen sich einem solchen Vorhaben bedeutende, wenn nicht unüberwindliche Schwierigkeiten entgegen[1]. Abgesehen davon, daß am Totalobjekt nur ein Teil der zumeist im Innern des Kopfes gelegenen Mundorgane sichtbar ist, sind die Tiere auch so sehr lichtempfindlich und leicht verletzbar, daß das Experiment, ihren Kopf während der Nahrungsaufnahme bei günstiger Beleuchtung und Lage unter ein Mikroskop oder mindestens die ZEISSsche binoculare Lupe zu bringen, ziemlich aussichtslos erscheint. Ich versuchte nun wenigstens auf irgend eine Weise zu beobachten, ob die Mundorgane, auch ohne durch die Nahrungsaufnahme in Aktion gesetzt zu werden, irgendwelche Bewegungen vollführen. Zu diesem Zweck brachte ich einen *Tomocerus* mit einem Tropfen Wasser in eine feuchte Kammer, die von einer 4 mm dicken Glasplatte gebildet wurde, welche in der Mitte eine 15 mm breite, runde Öffnung besaß, die beiderseits durch je ein aufgeklebtes Deckgläschen verschlossen wurde. Diese Einrichtung machte es mir möglich, das Tier nach Belieben von der Ventralfläche aus betrachten zu können; indem ich einfach das Deckglas, auf dem es saß, nach oben kehrte. (Bekanntlich können sich ja die meisten Collembolen, mit Hilfe ihres Ventraltubus, an einer horizontal nach abwärts gerichteten Fläche festhalten.)

Es zeigte sich nun, daß im Fall, wo ein Tier ruhig saß, sich auch seine Mundwerkzeuge in Ruhe befanden. Anders war dies, wenn ein Tier vorwärts schritt. Es bewegten sich dann nicht nur der ganze Kopf und die Fühler, sondern auch einzelne Kauorgane, nämlich das Labium und der Palpus der ersten Maxille. Die Bewegung des ersteren bestand in einem fortwährenden Vorstoßen und Zurückziehen des Organs, wobei die Borsten auf seiner Außenfläche mit der Fläche, auf der das Tier ging, in Berührung kamen. Gleichzeitig machte die große Borste am Palpus maxillaris hierbei senkrechte Bewegungen nach unten und oben. Da diese Bewegungen stets unter Verhältnissen

[1] Der einzige Forscher, der bisher einen Collembolen (*Sminthurus hortensis*) bei der Nahrungsaufnahme beobachten konnte, ist meines Wissens FITCH (das Zitat der betreffenden Stelle ist bei FOLSOM zu finden, von dem ich auch diese Angabe habe), und der macht über das Verhalten der Mundwerkzeuge während dieses Vorganges nicht eine Bemerkung, was allerdings bei Erwägung der mangelhaften Kenntnis jener Organe zu seiner Zeit (1863) verzeihlich erscheint.

vor sich gingen, die sicher nicht als normale und für das Tier angenehme zu bezeichnen sind (nach wenigen Minuten sterben die kräftigsten Individuen infolge der Hitze und der grellen Beleuchtung ab), so daß sie sicher durch kein Nahrungsbedürfnis ausgelöst werden, so nehme ich an, daß wir es hier mit Bewegungen zu tun haben, die stets beim Gehen auftreten und irgendwelche Tastreize (jedoch keine Geschmacksreize) vermitteln. — Dies ist alles, was ich am lebenden Objekt feststellen konnte.

Das Kopfnervensystem.

Die Hauptmasse des Kopfnervensystems lagert sich in typischer Weise um den vordersten Teil des Darmrohres — den Pharynx (Fig. 23, Taf. XXXIX).

Der oberhalb des letzteren gelegene nervöse Centralteil, der mehr als der untere einen paarigen Charakter aufweist, besitzt dorsalwärts jederseits zwei Anschwellungen, die in engster Beziehung zu wichtigen Organen stehen: Die hintere läuft in einen bulbösen Teil aus, der sich in den kurzen Augennerv (*AN*) fortsetzt, welcher zu den Ocellen tritt; die vordere Anschwellung hingegen verjüngt sich nach vorn und oben und liefert den mächtigen Antennennerven (*Ant.N*), von dem — noch in ziemlicher Nähe von seiner Ursprungsstelle — wieder Seitenäste zu den Muskeln abgehen. — Ein kurzer Schlundring verbindet endlich das supraösophageale Centralorgan mit dem subösophagealen.

Letzteres beginnt als mächtige, keulenförmige Anschwellung unmittelbar unter den Connectiven, verjüngt sich rasch nach hinten und geht allmählich in die Bauchganglienkette über (siehe Fig. 23 und Fig. 35, Taf. XL). Die Stelle, wo der centrale Teil des Kopfnervensystems sein Ende nimmt, läßt sich genau angeben: Hier befindet sich nämlich die erste deutliche Segmentgrenze, die sich einerseits durch eine Einkerbung des Nervenstabes (Fig. 23 *Segm*), anderseits durch das Auftreten einer mittleren Durchlochung (Fig. 35) dokumentiert. Auf den Nerven, der an jener Stelle zu einem Teil des Tentoriums tritt, werde ich später einzugehen haben. Die Segmentierung des Nervenstabes fällt genau zusammen mit der Falte, welche die Unterseite des Kopfes vom Thorax abgrenzt. Siehe Fig. 35 *Fa*, Taf. XL.

Die Innervation von Labrum und Epipharynx.

Verfolgen wir den Schlundring von hinten nach vorn auf Schnitten, die etwa quer zur Längsachse des Darmes gerichtet sind, so sehen wir,

daß dieser von dem Raum, den ersterer einschließt, ein Stück nach unten abgrenzt, in welchem die Pharynxdilatatoren verlaufen (siehe Fig. 24, *Ph. Dil.* Taf. XXXIX). Ziemlich weit vorn hat die ventrale Wand des Schlundringes eine Lücke[1], die oralwärts von einer dünnen nervösen Brücke begrenzt wird, unter welcher das untere Dilatatorenpaar hinzieht. Weiter nach vorn verdickt sich die Querbrücke zu einer relativ umfangreichen Platte, die sich mehr und mehr von dem oberen Teil der Nervenschlinge emanzipiert, um schließlich, gesondert von ihr, unter dem Darm hinzulaufen (Fig. 25*a*, Taf. XXXIX); während ersterer nach oben die Antennennerven abzweigt. Abermals weiter nach vorn sehen wir die mittlere Partie der Nervenplatte von den Pharynxdilatatoren durchsetzt, was zur Folge hat, daß sie mehr gegen den Mund zu in zwei seitliche Partien zerfällt. In der Gegend, wo sich die beiden vorderen Tentoriumarme in die Zunge einfügen, sehen wir seitwärts von der Platte je einen Nerv zu den ersteren hinziehen (siehe Fig. 25*a* *N.v.T*, Taf. XXXIX).

Etwas mehr oralwärts zweigen sich von der Nervenplatte abermals zwei Stränge ab (siehe Fig. 25*b*—25*e*, Taf. XXXIX), die diesmal nach vorn gerichtet und ziemlich kräftig sind (sie enthalten viele der kleinen Ganglienzellen, die für das Nervensystem unsrer Form so charakteristisch sind). Ihre Aufgabe ist die Innervation der hinteren Partie des Epipharynx. Diese Stränge schwellen nach vorn zu Ganglienknoten an, die, außer den kleineren Elementen, dicke Kerne enthalten, und zwar um so mehr, je weiter wir oralwärts kommen. Die Fig. 25*c* u. *d* zeigen, wie charakteristisch sie sich von ihrer Umgebung abheben, namentlich von den hinteren Teilen des Epipharynx. Schon an dieser Stelle sieht man von den Ganglienknoten Nerven zu den dorsalen Pharynxdilatatoren hintreten. Fig. 25*d* zeigt, wie gegen Beginn des Mundes die Ganglienknoten sich dicht der hinteren oberen Epipharynx Grenze anlegen, um schließlich (Fig. 25*e*), in der Gegend des Pharynxdeckels, in das Organ einzudringen. Hierbei läßt sich deutlich die Beobachtung machen, daß Nervenfibrillen nach den peripheren Teilen des Epipharynx ausstrahlen. Weiter vorn noch sind die Ganglienelemente weit umfangreicher und zahlreicher, und dementsprechend verhalten sich auch die ausstrahlenden Fibrillen. Es lassen sich jedoch hier mit meinen Methoden nicht mehr überall die nervösen Teile von den Epipharyngealelementen trennen. Vor dem Anfang des röhrenförmigen Darmes vereinigen sich beide Lateral-

[1] Sie hat wahrscheinlich phylogenetische Bedeutung; ich komme später noch einmal kurz darauf zurück.

wülste durch ein sattelförmiges Mittelstück. Die Tatsache, daß der hintere Teil des Epipharynx — zumal vor und zur Seite des Deckels — so reich innerviert wird, scheint mir darauf hinzuweisen, daß ihm eine besondere nervöse Funktion — wahrscheinlich eine Art Geschmacksvermögen — zugeschrieben werden muß, analog dem Verhalten der höheren Tiere, bei denen ebenfalls die hauptsächlichsten, den Geschmack vermittelnden Elemente vor Beginn des röhrenförmigen Speisekanals zu liegen kommen.

Daß auch der vordere Teil des Epipharynx besonders nervenempfindlich ist, werden wir gleich sehen.

Wenden wir uns nun zu Fig. 26, Taf. XXXIX, einem etwas schiefen Frontalschnitt durch die Gegend der Nervenplatte, so sehen wir, daß sich von der inneren Seite der Epipharynxganglienstränge aus jederseits ein Ast abzweigt, der sich über den Darm hinwegerstreckt und sich oberhalb desselben mit seinem Partner vereinigt. Aus der Verbindung beider Nerven geht ein kurzes medianes Stück hervor, das nach vorn verläuft und rasch zu einem dicken Ganglienknoten anschwillt, aus dem sämtliche Labrumnerven ausstrahlen (siehe Fig. 23, 26 u. 27 *Labr.G*). Der Ganglienknoten enthält im Innern eine Menge der schon erwähnten kleinen Kerne; auf beiden Seiten hingegen besitzt er große chromatinreiche Nuclei.

Die einzelnen Labrumnerven (siehe Fig. 27, Taf. XXXIX, sowie Textfig. 11*a* u. 11*b*) lassen sich auf drei umfangreiche Stämme zurückführen, von denen zwei unpaar sind, während der dritte sich mehrere Male verzweigt, wodurch es ihm möglich wird, die Innervation der gesamten Labrummuskeln zu übernehmen[1].

Der oberste Nerv (*n*. 1) ist ein langes dünnes Gebilde, das in der Rinne verläuft, welche die beiden Labrumdepressoren dorsalwärts miteinander bilden. Ich konnte ihn bis ziemlich zum vorderen Drittel des Labrums verfolgen (siehe Taf. XXXIX, Fig. 27), ohne damit behaupten zu wollen, daß er daselbst durchaus aufhöre.

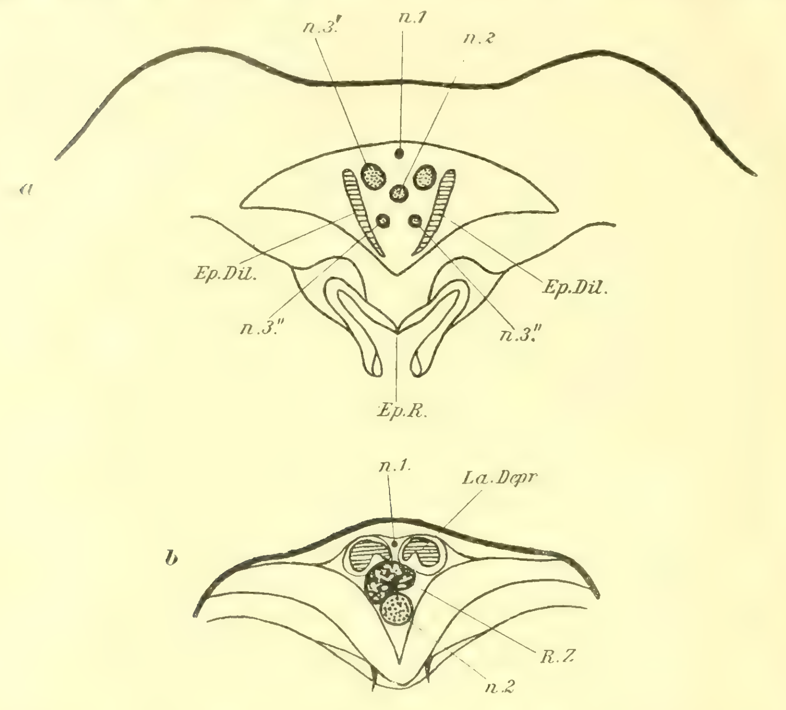
Der zweite unpaare Labrumnerv (*n*. 2) ist der kräftigste der drei. Er entspringt dicht unterhalb des erstgenannten aus dem Ganglienknoten, schwillt mächtig an und endigt im fleischigen Teil des Epipharynx (siehe vor allem Fig. 27)[2].

---

[1] Daß auch von den beiden unpaaren Nerven Fasern zu gewissen Organteilen abgehen, ist wahrscheinlich, obgleich ich derartige Bildungen nicht nachweisen konnte. Verzweigungen dürfte man sie in diesem Falle jedoch nicht nennen, da sie auf den Verlauf des Hauptstammes keinen Einfluß ausüben.

[2] Eine faserige Ausstrahlung des Nerven nach dem chitinösen Teil des Organs hin konnte ich zwar nicht konstatieren; doch zweifle ich nicht, daß sie vorhanden

Der dritte Nervenstamm endlich ($n. 3$) entspringt am weitesten nach hinten und unten (Fig. 27 und Textfig. 11*a*). Anfangs unpaar,



Textfig. 11*a* und *b* (Vergr. etwa 306 ×).

Querschnitte durch das Labrum. Fig. 11*a* durch den Basalteil, Fig. 11*b* durch den Vorderteil des Organs. ***Ep.Dil***, Epipharyngealdilatatoren; ***Ep.R***, Epipharyngealrinne; ***La.Depr***, Labrumdepressoren; ***n.1***, ***n.2***, Hauptnervenstämme des Labrums (der dritte Hauptstamm — *n.3* — wurde auf beiden Schnitten nicht getroffen); ***n.3'***, erste (Haupt)verzweigung des Nervenstammes *n.3*; *n.3''*, ein zu einem Epipharynxdilatator von ***n.3'*** abgehender Nervenast; ***R.Z***, Kern der Riesenzelle am Vorderteil des Labrums.

wendet er sich nach den beiden Depressoren hin. Vor dem eben beschriebenen mittleren Nerven angelangt, teilt er sich in zwei Äste, die diesen umfassen ($n.3'$). Jeder der letzteren begibt sich sodann

---

ist, da viele der zarten kamm- und borstenförmigen Bildungen des Epipharynx Sinnesempfindungen vermitteln dürften.

Auf eine eigentümliche Zelle mit enormem chromatischen Kern möchte ich an dieser Stelle noch hinweisen (siehe Taf. XXXIX, Fig. 27 *R.Z* und Textfig. 11*b* *R.Z*). Sie tritt vollständig konstant an einer bestimmten Stelle zwischen dem mittleren unpaaren Nervenast und den Depressoren links oder rechts von der Mediane auf. Ob diesem Gebilde irgendwelche Bedeutung zukommt, vielleicht ist es eine Ganglienzelle, vermag ich nicht zu sagen.

zu einem der beiden Muskeln. Kurz vor der Eintrittsstelle eines jeden Nerven in den Muskel findet sich regelmäßig eine Ganglienzelle (Fig. 27). Von den beiden Ästen gehen überdies jederseits noch zwei Nervenzweige zu den Epipharynxdilatatoren (*n*. 3‴). Ihre Eintrittsstellen in die Muskeln erhalten besonders dadurch ein charakteristisches Aussehen, daß sie sich hinter der kleinen Ganglienzelle, die auch bei ihnen vorhanden ist, in ein zierliches Faserbüschel auflösen, das in regelmäßiger Form in die Muskelsubstanz ausstrahlt.

Die Innervation des Labiums.

Sie wird bewerkstelligt durch zwei beträchtliche Nervenstämme, welche seitlich am vorderen und unteren Teil des subösophagealen Centralorgans entspringen und sich, getrennt voneinander, bis zu den Endteilen der Unterlippe hin erstrecken (siehe Taf. XXXIX, Fig. 23 und Fig. 28 *L.N.*)[1]. Etwa in der Mitte ihres Verlaufes teilen sie sich in zwei Äste, wovon der innere der stärkere ist. Der äußere Ast teilt sich sodann, etwas weiter nach vorn, ebenfalls in zwei Äste.

Sämtliche Zweignerven schwellen oralwärts sehr schnell zu langgestreckten Ganglienknoten an, die sich gegen das Ende der Unterlippe so stark verbreitern, daß sie sich gegenseitig berühren (*Lab.Gangl*). Am Terminalteil der Gebilde fehlen wieder die Kerne. Dafür sieht man deutlich, wie eine große Zahl Nervenfasern gegen die Chitinsubstanz ausstrahlt. Offenbar gilt es die Innervierung aller der Höcker und borstenförmigen Bildungen an den gesamten äußeren Teilen der Unterlippe. Daß zu ihnen Nervenfibrillen hinziehen, läßt sich bei starken Vergrößerungen leicht nachweisen und ist auch schon seit längerer Zeit bekannt.

Die reiche Innervierung des Labiums bestätigt die schon durch Überlegung gewonnene Ansicht, daß wir in diesem Organ, ebenso wie wir es für das Labrum konstatieren konnten, einen sehr sinnesempfindlichen Apparat vor uns haben. Sämtliche Nervenäste verlaufen in einer bestimmten Anordnung zwischen den einzelnen Labiummuskeln, und zwar derart, daß sie auf große Strecken hin mit diesen in

[1] Die Fig. 28 scheint bezüglich der Maßverhältnisse der einzelnen Teile der Labiumnerven nicht mit Fig. 23 übereinzustimmen. Der Unterschied rührt daher, daß die Längen der Stücke auf dem Totalbild in richtiger Proportion zueinander stehen, währenddem sie auf der Fig. 28, die aus mehreren aufeinander folgenden Schnitten kombiniert wurde, zum Teil in der Projektion auf eine Totalebene gezeichnet werden mußte, in der nur einzelne Stücke des Nervenkomplexes verlaufen.

Berührung stehen. Am innigsten werden die Beziehungen der Nerven zu den Muskeln an der Stelle, wo sich der Stamm in zwei Hauptäste verzweigt (siehe Textfig. 10*b* *L.N*). Hier legt sich die Nervenmasse geradezu mantelartig um einige Muskeln. Infolge dieses Verhaltens der Nervenelemente sehe ich auch nur an wenigen Stellen besondere Fäden zu den Muskeln treten. Die Innervierung letzterer geschieht eben fast immer unmittelbar von den beschriebenen Ästen aus.

Die Innervation der Mandibel.

Wie man aus dem Totalbild (Fig. 23, Taf. XXXIX) ersehen kann, entspringen die Hauptnerven für die Mandibel, die I. und die II. Maxille ziemlich benachbart am Vorderteil des unteren nervösen Centralorgans. Hiervon nimmt der Mandibelnerv die oberste Stelle ein. Auf einem gewissen Längsschnitt durch die Nervenschlinge (siehe Fig. 24 *M.N* u. *I.M.N*, Taf. XXXIX) werden die Basalpartien der Hauptstämme der Mandibel- und I. Maxillennerven getroffen. Man sieht hier deutlich, wie die Nervenfasern der Stränge tief aus dem Innern kommen und den Ganglienzellenbelag der Rinde durchsetzen. Die Art, wie die Mandibeln innerviert werden, erkennt man am besten auf Frontalschnitten durch den Kopf, wobei sie ungefähr in der Längsrichtung getroffen werden (Fig. 29, Taf. XL). Man sieht hier die Nervenfibrillen durch die Öffnung in das Innere des Organs und in die Plasmamasse eindringen, um gleich im Anfang ein Ganglion aus den schon erwähnten kleinen Zellen zu bilden (*M.G.*). Das Ganglion liegt dicht angeschmiegt an eine kompakte runde Zellmasse, die — namentlich auf Querschnitten — leicht mit einem Nervenknoten verwechselt werden kann. In Wirklichkeit stellt sie nur die Matrixzellen der Mandibelkaufläche dar. Da deren mächtige Chitinschicht nur von einer großen Menge Zellen erzeugt werden kann, die nebeneinander keinen Platz haben, so erfolgt die Verlagerung ihrer Leiber mit den Kernen nach hinten, so daß — wie man aus Fig. 29 *Fa.Z* ersieht — der ganze Terminalteil des Organs nur von den schlanken Zellhälsen eingenommen wird. — Es leuchtet ein, daß sich auf diese Weise eine weit beträchtlichere Anzahl Zellen bei der Erzeugung der Kauflächen beteiligen kann, als in dem vorerwähnten Fall[1].

[1] Im Gegensatz zur I. Maxille gelang es mir bei der Mandibel nicht, im Innern des Stranges mächtiger Matrixzellen, der zum Klauenteil des Organs hinzieht, Ganglienzellen nachzuweisen. Ich sah vielmehr das Ganglion schon gleich am Anfang seiner Vereinigungsstelle mit dem erwähnten Zellbüschel sich scharf halbkugelförmig gegen dieses abgrenzen, so daß ich wohl annehmen darf,

Was die Muskeln anbetrifft, so werden sie von Nerven sehr verschiedener Herkunft innerviert. Ich will mich hier auf Einzelheiten nicht näher einlassen und nur die Hauptstämme besprechen, um dies Kapitel nicht zu sehr mit Details zu beschweren. — So sehen wir von dem oben geschilderten Ast, kurz vor seinem Eintritt in die Mandibel, einen Zweig abgehen, der sich nach oben und zu Rot. 2 sowie Prot. 1 und Prot. 2 wendet. — An der Basis des großen Astes sehen wir ferner einen nach hinten gerichteten Nerven entspringen (siehe Fig. 23 *M.M.N*, Taf. XXXIX), der sich vornehmlich an den Adductoren verzweigt. An den Stellen, wo diese Muskeln sich unmittelbar an Teile des Nervensystems anschmiegen, mögen ebenfalls noch Fasern in sie übertreten, was in diesem Fall jedoch nicht allzu leicht nachzuweisen sein dürfte. Endlich werden die Riesenrotatoren der Mandibeln (Rot. 3—6) noch von einem Ganglienknoten aus versorgt, auf welchen ich erst später — nach Schilderung der Verhältnisse bei der I. Maxille — kommen werde.

Die Innervation der I. Maxille.

Der Hauptnervenstamm, der zur I. Maxille hinführt, liegt unterhalb des Hauptmandibelnerven und zunächst benachbart dem Stamm des Labiumnerven (siehe Fig. 23 u. 24 *I. M.N*, Taf. XXXIX). Er verhält sich ganz ähnlich wie der erstere. Auch hier sieht man wie der Nerv, bevor er sich mit den chitinogenen Zellen des Klauenteiles vereinigt, in ein mäßiges Ganglienknötchen von ähnlichem Aussehen wie bei der Mandibel, anschwillt (Fig. 30 *I.M.G*). Während jedoch bei letzterer eine weitere Fortsetzung nervöser Elemente in das Innere der Zelle nicht festgestellt werden konnte, läßt sich eine solche deutlich für die I. Maxille konstatieren. Durch fast den ganzen centralen Teil des Bündels langgestreckter Klauenzellen konnte ich einen aus Fasern und charakteristischen Ganglienzellen bestehenden Strang verfolgen, der augenscheinlich nach dem Klauenteil hinzog. Es gelang mir allerdings nicht, ihn bis zu letzterem nachzuweisen, doch liegt die Annahme sehr nahe, daß sich Nervenfasern von ihm abzweigen und sich zu jenen feinsten chitinösen Terminalteilen der I. Maxille begeben, deren Anblick sofort den Gedanken erweckt, sie möchten sensorielle Bedeutung haben. Sollte sich dies feststellen lassen, so wäre damit gesagt,

---

daß nervöse Elemente nicht allzu weit in ersterem vordringen; was ohne weiteres verständlich wird, wenn man den mit einer dicken Chitinwand versehenen Klauenteil der Mandibel, der wohl ohne besondere Sinnesempfindung sein dürfte, berücksichtigt.

daß der I. Maxille, außer einer mechanischen Bedeutung, noch die eines Sinnesapparates zukommt. (Wahrscheinlich würde es sich hier um die Fähigkeit handeln, Substanzen auf ihre Verwendbarkeit hin als Nahrungsmittel zu prüfen.)

Was die Innervation der I. Maxillenmuskeln anbelangt, so sehen wir zunächst auch hier wieder ähnliche Verhältnisse wie bei der Mandibel: Der oben beschriebene Hauptnervenstamm zweigt schon an seiner Basis mehrere Nerven ab, wovon ein starker Ast zum Zungenbein hinzieht. Ein andrer Ast verzweigt sich an Ad. 7 und Ad. 8. Wiederum eine Abzweigung geht zu dem zelligen Belag des beweglichen Chitinstückes usw. Ebenso wird auch der Palpus von diesem aus innerviert.

Es gibt nun noch eine andre Stelle, von wo aus die I. Maxillenmuskeln mit Nerven versehen werden. Geht man nämlich von dem oben erwähnten Nervenstamm aus eine ziemliche Strecke nach hinten, so findet man — ungefähr in derselben Höhe mit ihm — abermals einen Nervenstamm vom unteren Centralorgan abtreten, der sich ziemlich nahe an letzterem in einen unteren und einen oberen Ast sondert. Während der erstere zu den Mm. Nr. 8 u. 9 tritt, wendet sich der obere dorsalwärts und schwillt ganz plötzlich zu einem dicken, runden bis ovalen Ganglienknoten von etwa 40 μ Längsdurchmesser[1] an (siehe Fig. 23 *G*, Taf. XXXIX, sowie Fig. 31 *G*, Taf. XL). Er besteht nur aus wenigen Zellen mit großen chromatinreichen Kernen. Von der der Mediane zugekehrten Seite dieses Knotens geht nun ein sehr merkwürdiger Nerv nach den am Tentorium sich hinziehenden Antennenmuskeln. Er verläuft entlang der Peripherie zweier dieser Muskeln und schwillt in geringem Abstand vom Darmrohr zu einem kleinen keulenförmigen Knötchen an, das sehr kleine Kerne enthält und demnach ebenfalls einen Ganglienknoten darstellt (siehe Fig. 31 *N. X* u. *G. X.*, Taf. XL). Von ihm gehen Verzweigungen zu verschiedenen benachbarten Muskeln aus (die jedoch auf unsrer Figur nicht getroffen sind), unter anderm an die mittleren dorsalen Tentoriummuskeln[2]. Ein Hauptast aber, von der Dicke des Anfangsnerven, begibt sich je und je unter den Oesophagus und vereinigt sich mit seinem Partner in der Mittellinie, wobei gleichzeitig der unterhalb dieser Vereinigungsstelle verlaufende Doppelmuskel, welcher die

[1] Bei älteren Tieren dürfte er noch umfangreicher sein.

[2] Die ventralen, mittleren Tentorium muskeln werden direkt von dem unteren Centralorgan, das sie umfassen, innerviert.

Annäherung der Zungenfüße zu besorgen hat, innerviert wird (Fig. 32 *N. Schl*, Taf. XL).

Wir haben mit dieser Einrichtung also abermals eine Nervenschlinge vor uns, wie wir sie ähnlich schon bei der Labrum-Epipharynxinnervation kennen gelernt haben.

Außer dem Schlingennerven liefert der große Ganglienknoten endlich noch einen Nerven, der zu dem Basalteil des Riesenrotators der Mandibel führt und einen solchen, der, von der Lateralseite ausgehend, sich zur globulären Kopfdrüse hinbegibt.

Die Innervation des Zungenapparates.

Was den eigentlichen Zungenkörper anbelangt, welcher durch Vereinigung der Glossa mit den Paraglossen entsteht, so erfolgt seine Innervation vom Vorderteil des unteren nervösen Centralorgans aus, an welches sich der fleischige hintere Teil der Zunge anlegt (siehe Fig. 33, Taf. XL)[1]. Im Innern der Zunge findet sich ein mächtiger Ganglienknoten, der sich durch seine hellere Färbung und einzelne gewaltige, chromatinreiche Kerne, die in ihm auftreten, deutlich von dem ihn umgebenden Gewebe abhebt (siehe Textfig. 2). Interessant ist die Tatsache, daß der Ganglienknoten, obgleich er der Masse nach eine Einheit bildet, doch, sowohl im inneren wie im äußeren Bau, paariger Natur ist (siehe Fig. 34 *Z.G*, Taf. XL).

Zweifellos durchsetzen die Zunge zahlreiche Nervenelemente. Dafür spricht schon das gewaltige Zungenganglion, sowie die vielen komplizierten, feinen Chitinbildungen an der Glossa und den Paraglossen, die wohl Sinnes- (wahrscheinlich Geschmacks-) Empfindungen vermitteln dürften.

Daß die Glossaarme besonders innerviert werden, und zwar durch Abzweigungen des I. Maxillennerven, haben wir bereits im vorigen Abschnitt gesehen.

Die Innervation des Tentoriums.

Obgleich das Tentorium fast überall in ziemlicher Nähe von dem ventralen Teil des Centralnervensystems verläuft, tritt es mit ihm doch nur an wenigen Stellen in Verbindung. Fast immer schieben sich

[1] Genau präzisiert, ist die Innervationsstelle benachbart dem hinteren Rand der ersten großen Durchlochung des hinteren Tentoriumkörpers. Die zu dem Zungenapparat sich begebenden Nervenfasern kommen tief aus dem Innern des unteren Centralorgans und sind auf einer größeren Anzahl von Querschnitten durch letzteres nachzuweisen.

zwischen ersteres und letzteres Muskeln, welche direkte Beziehungen zwischen beiden ausschließen. Eine Ausnahme hiervon macht die Gegend der mittleren ventralen Arme. Hier treten nicht nur die letzteren in direkte Beziehung zum Nervensystem, sondern man sieht auch, wie von dessen dorsalem Teil eine Nervenmasse sich direkt zur horizontalen Wand des Tentoriums hin erstreckt. Nur an dieser einen Stelle läßt sich für den Vorderteil des Tentoriumkörpers eine Verbindung zwischen beiden Organen feststellen.

Eine charakteristische Innervation findet sich sodann noch für den hinteren Teil des Tentoriums. Es handelt sich um jene Partie des letzteren, die zwischen dem zweit hintersten und dem hintersten Armpaar liegt. Die hierbei in Betracht kommenden Nerven nehmen von sehr bemerkenswerten Stellen ihren Ausgang:

Ich habe bei der allgemeinen Charakterisierung des Kopfnervensystems bereits auf die Tatsache hingewiesen, daß das ventrale Centralorgan deutlich von dem Rumpfnervensystem abgegrenzt ist. Die Grenzstelle kennzeichnet sich — wie erwähnt — einerseits durch eine mediane Durchlochung, anderseits durch eine plötzlich eintretende Verdünnung des Nervenstabes (Fig. 23). Vom hinteren dorsalen Rand des unteren Centralorgans sehen wir nun einen unpaaren Nerven im Winkel von meist 50° [1] zum Vorderende des die beiden Armpaare verbindenden Chitinstabes aufsteigen und in ihn eintreten [2] (siehe Fig. 35 *v. Tentr.N*, Taf. XL, vgl. hiermit auch die Querschnitte Fig. 36*a*—36*e*).

Seltsamerweise wird der vorerwähnte Tentoriumabschnitt noch von einer andern Stelle aus innerviert. Es tritt nämlich auch an das Hinterende des ersteren — in ganz ähnlicher Weise wie bei der eben geschilderten Innervierung — ein Nerv heran, der jedoch nicht von dem unteren Centralorgan, sondern von dem hinter ihm gelegenen, nicht mehr zum Kopf gehörigen Nervenstab abgeht (siehe Taf. XXXIX, Fig. 23 *h. Tent.N*). Auf Fig. 35, Taf. XL wurde der fragliche Nerv auf dem Schnitt nicht mehr getroffen. Ich erkläre mir dies seltsame Verhalten dadurch, daß die hintere Partie des Tentoriums Teile enthält,

[1] Je nach dem Kontraktionsgrad der am Tentorium befestigten Muskeln ist die Neigung dieses Nerven eine verschiedene.

[2] Eine eigentümliche Erscheinung bilden zwei dünne Chitinstäbe, die parallel zueinander mit dem Nerv verlaufen (siehe Fig. 35 *ch*, Taf. XL, sowie Fig. 36 *e*, *ch*, Taf. XL) und sich am Tentorium befestigen. Sie stehen im Zusammenhang mit einem Zellhaufen (*z.h*), der von der Ventralseite des Kopfes seinen Ausgang nimmt und sich ein Stück weit in die Öffnung zwischen die Nervensubstanz hineinschiebt. Offenbar dienen sie dem Nerven, der an und für sich nur geringe Widerstandsfähigkeit besitzen dürfte, als Stütze.

welche früher dem Thorax angehörten. Dafür würde auch noch ein zweiter Umstand sprechen, den ich noch nicht erwähnt habe. Wie aus Fig. 35 *Verb.N* hervorgeht, führt von dem nicht mehr zum Kopf gehörigen Teil des Nervenstabes ein Nerv zu dem vorderen Tentoriumnerven hinüber, so daß dieser ebenfalls, wenn auch nur zum Teil, Nervenfasern enthalten dürfte, die nicht aus dem Kopfnervensystem herstammen.

Innervation der Kopfdarmröhre.

An dem Teil des Oesophagus, der hinter dem Schlundring liegt, läßt sich im Kopf von *Tomocerus* nirgends eine Innervation wahrnehmen. Auch von der hinteren Nervenschlinge aus, die ja fast unmittelbar unter dem Darm liegt, sah ich nirgends Fasern zu letzterem hintreten. Vom hinteren medianen Teil des oberen Centralorgans senkt sich allerdings eine zapfenartige Bildung zum Oesophagus hinab (siehe Taf. XXXIX, Fig. 23 *Za*), die jedoch den Darm selbst nicht erreicht, sondern sich nur zur oberen Wand des supraösophagealen Gefäßes begibt. Erst innerhalb des Schlundringes tritt das Nervensystem in nähere Beziehung zum Darmrohr; ob hier jedoch ein direkter Eintritt von Nervenfasern in die Darmwand stattfindet, vermag ich nicht zu sagen. Dasselbe gilt auch für die Gegend der ventralen Nervenplatte. Indirekt sehen wir eine Innervation des Pharynx erreicht durch die deutliche Nervenversorgung der Pharynxdilatatoren, die teils durch die Nervenplatte, teils durch Elemente, die von der vorderen Nervenschlinge ausgehen, bewerkstelligt wird.

Allein am Vorderende des röhrenförmigen Pharynx läßt sich eine direkte Beziehung der Darmwand zu Nervenelementen nachweisen. Ziemlich nahe der Stelle, wo sich die Epipharyngealstränge von der Nervenplatte abzweigen, findet sich nämlich jederseits vom Darmrohr, eingelassen in die Muscularis, ein kleiner Ganglienknoten, der sich nur aus wenigen Zellen zusammensetzt (siehe Fig. 25*b* *Ph.G*, Taf. XL — Auf unsrer Figur ist nur je eine Zelle getroffen) und in direkter Verbindung mit dem betreffenden Nervenstrang steht.

Sehen wir uns in der Literatur nach Untersuchungen über das Kopfnervensystem der Collembolen um, so kommen für uns eigentlich nur zwei Arbeiten ernstlich in Betracht: Die mehrfach erwähnte Abhandlung Folsoms und vor allem die vergleichend-anatomischen Studien Willems. Alle andern Autoren, die über Collembolen-Anatomie gearbeitet haben, erwähnen kaum das Kopfnervensystem, geschweige

daß sie näher darauf eingehen. Höchstens FERNALD macht darüber einige, wenige Angaben, die jedoch mehrfach nicht sehr klar sind und nichts Wesentliches zutage fördern.

SOMMER, dessen Beobachtungen am meisten interessieren müßten, weil er dieselbe Form wie ich studierte, gelang es nicht einmal, das »Schlundnervensystem« auf seinen Schnitten nachzuweisen.

Was das subösophageale Centrum anbelangt, so unterscheidet WILLEM an ihm die drei bekannten Regionen des Proto-, Deuto- und Tritocerebrums, die der Hauptsache nach charakterisiert sind durch ihre Eigenschaft als Ursprungsstellen folgender drei Nervenpaare: Der Sehnerven, der Antennennerven und der »Oberlippennerven«. — Ich will auf diese Regionen, die sich auch bei *Tomocerus* wiederfinden, hier nicht näher eingehen, da ich hoffe, in den embryologischen Studien, die dieser Arbeit folgen sollen, noch wesentliche Tatsachen zur Beurteilung dieser Frage geben zu können. — Die subösophageale Masse wird charakterisiert durch die Abgabe von fünf Sorten von Nervenstämmen: Die Mandibelnerven, die Maxillennerven, die Unterlippennerven und den unpaaren Nerv für den Zungenapparat, sowie schließlich noch durch drei Connective nach dem Prothoracalganglion. In diesen ganz allgemeinen Zügen, die größtenteils schon durch die stets wiederkehrende Zahl und Anordnung der Kopforgane bedingt sind, findet sich natürlich eine mehr oder minder große Übereinstimmung zwischen den Vertretern aller Collembolengruppen. Dies scheint jedoch vielfach nicht der Fall zu sein im speziellen, was aus manchen weitgehenden Abweichungen meiner Resultate gegenüber denjenigen WILLEMS, die wohl vornehmlich an Poduriden gewonnen wurden, zu ersehen ist.

Nach WILLEM wird die unterösophageale Nervenmasse durch vier vertikale Kanäle durchbohrt, an welche Tatsache er interessante phylogenetische Betrachtungen knüpft. Auch ich verkenne die Wichtigkeit dieser Bildungen nicht, möchte indessen, aus den schon oben erwähnten Gründen, nicht näher auf ihre Bedeutung eingehen. Bei *Tomocerus* finden sich übrigens nur zwei dieser Löcher — das vordere und das hintere (Nr. 1 und Nr. 4) WILLEMS. Gewisse centrale Ansammlungen von Ganglienzellen lassen jedoch die Vermutung zu, daß auch hier früher noch andre Kanäle bestanden haben.

Große Differenzen finden sich in unsern Befunden über die Art der Innervierung der Oberlippe. Aus WILLEMS kurzen Angaben und seiner Fig. 2 und 3 ersieht man, daß bei den von ihm untersuchten Formen vom untersten Teil der supraösophagealen Nervencentren

(Tritocerebron), je von einer keulenförmigen Verdickung aus, ein Nerv nach vorn zur Oberlippe abgeht, der sich an seinem proximalen Ende zu einem kolbigen Ganglienknoten verdickt. Über die wichtigen Fragen: Wie verhalten sich die nervösen Elemente zu den einzelnen Teilen der Oberlippe — in welchen Beziehungen stehen sie zu den Labrummuskeln — wie wird der Epipharynx innerviert — erhalten wir von dem Forscher leider keinen Aufschluß. Nach seiner Fig. 2 u. 3 zu schließen, existiert auch keine Bildung, die mit der Nervenplatte verglichen werden kann. Infolgedessen ist es mir auch nicht gelungen, die betreffenden Innervationsverhältnisse der Oberlippe von *Tomocerus* auf die von WILLEM für *Podura aquatica* angegebenen Verhältnisse zurückzuführen.

Was nun die Befunde FOLSOMS über die Innervation der Oberlippe von *Orchesella cincta* anbetrifft, so scheinen sie zunächst in gewisser Weise mit WILLEMS Ergebnissen übereinzustimmen. FOLSOM findet nämlich, daß das Labrum von einem Paar kurzer Nerven versorgt wird, die ihren Ursprung an der ösophagealen Commissur nehmen, und zwar dort, wo diese in das Supraösophagealganglion übergeht. Die Nerven verzweigen sich bald und verteilen sich zwischen den Hypodermiszellen des Epipharynx und andrer Regionen[1].

Trotzdem diese Angaben sehr wenig mit meinen Darlegungen übereinstimmen, habe ich doch die Vermutung, daß die Verhältnisse für beide Formen ähnlich liegen, und zwar aus folgenden Gründen: FOLSOM machte die Beobachtung, daß sich nahe der hinteren Labrumgrenze eine Gruppe großer ovaler Kerne befinden, die — wie er glaubt — die Basis gewisser fadenförmiger Zellen einnehmen, deren dünne Leiber sich direkt bis zur Oberlippenwand — oder genauer gesagt — den auf ihr sich befindenden Borsten verfolgen lassen. Vergleicht man nun die hierbei angezogene Fig. 8 mit unsrer Fig. 27, so sieht man sofort, daß der große Zellhaufen seiner Lage und Gestalt nach mit unserm Labrumganglion übereinstimmt. Alsdann lassen sich die Ausläufer der »filiform cells« auch zwanglos als Nerven deuten. Eine völlige Übereinstimmung unsrer beiden Zeichnungen in diesem Punkt ist natürlich bei so verschiedenen Auffassungen nicht zu erwarten, da ja mehr oder weniger jede vorgefaßte Meinung uns das Objekt unbewußt möglichst so sehen und zeichnen läßt, wie es unsrer Vorstellung von seiner Aufgabe am besten entspricht. Immerhin glaubt man den einen oder andern Oberlippennerv in einer oder der andern »filiform cell« wieder zu erkennen[2].

[1] Ein Bild hierfür gibt er nicht.

[2] Daß der Zellhaufen etwas andres ist als unser Ganglienknoten, halte ich

Was die Mandibel- und Maxilleninnervation anbetrifft, so scheint sie — soweit es sich um die den Organen eignen Nerven handelt — für *Podura, Orchesella* und *Tomocerus* eine homologe zu sein. Allerdings gehen unsre Ansichten bezüglich dessen, was als Mandibular- bzw. Maxillarganglien zu betrachten ist, auseinander. Ich habe schon in den betreffenden Abschnitten erwähnt, daß man sich vor dem Irrtum hüten muß, jenen bedeutenden Komplex langer, fadenförmiger Zellen, der sich vom Terminalteil beider Organe durch deren Inneres bis zu deren Kommunikationsstelle mit der Kopfhöhle erstreckt, für Ganglienzellen zu halten. Es sind dies nichts weiter als die Matrixzellen des Vorderteiles, welche diese eigentümliche Lage und Gestalt aus Gründen besitzen, die an andrer Stelle klargelegt worden sind. Die Nervenelemente grenzen sich bei der Mandibel sogar scharf von den Fadenzellen ab. Wahrscheinlich ist es allerdings, daß Nervenfasern und Ganglienzellen sich zwischen diese fortsetzen, jedenfalls jedoch in weit bescheidenerem Maße als Willem und Folsom es sich vorstellen. Nimmt man an, daß der ganze Zellstrang fadenförmiger Zellen ein Haufen Ganglienzellen repräsentiert, so weiß ich nicht, wo in diesem Fall die chitinerzeugenden Matrixzellen des Terminalteiles des betreffenden Organs bleiben; und daß sie recht beträchtlich sein müssen, beweisen doch schon die bedeutenden Chitinmassen dieser Partien. — Übrigens spricht auch für unsre Ansicht, daß Folsom nur für die Mandibel die oben erwähnten Anschauungen vertritt. Für die I. Maxille findet er nämlich, daß sich die Fadenzellen aus zwei verschiedenen Elementen zusammensetzen, wovon nur die eine Form mit kleinem runden Kern das nervöse Element darstellt[1].

Eigentümlich ist es, daß keiner der beiden Forscher etwas von den großen Ganglien hinter den I. Maxillen gefunden hat. Infolgedessen konnten sie natürlich auch nichts von der Nervenschlinge, die mit ihnen in Verbindung steht, ahnen.

Hingegen stimmen wieder die Angaben und die Figuren Willems bezüglich der Labiuminnervation gut mit unsern Resultaten überein. Allein die Innervation der Muskeln, die nach Willem durch ein besonderes Nervenstämmchen besorgt wird, fand ich bei *Tomocerus* auf andre Weise zustande kommen (siehe S. 668). — Auch Folsom hat

---

auch deshalb für ausgeschlossen, weil bei der nahen Verwandtschaft und sonstigen großen Organisationsähnlichkeit beider Formen das Gebilde auch bei *Tomocerus* vorkommen müßte, was mir in diesem Fall unmöglich entgangen sein könnte.

[1] Man vergleiche hiermit meine Befunde über die Innervation der I. Maxille.

wenigstens die beiden Hauptnervenstämme des Labium gesehen; von ihrer Verzweigung spricht er indessen nicht. Die umfangreichen Ganglienanschwellungen am Ende der Äste hat er wohl bemerkt, doch erkennt er weder ihre Dreiteiligkeit, noch überhaupt ihre Zugehörigkeit zum Nervensystem. Er spricht von ihnen nur als von »a cluster of large oval nuclei, which belong to filiform cells exactly like those of the labrum«.

Bezüglich der Zunge stimmen meine Befunde nur zum Teil mit WILLEMS Ergebnissen überein. Allerdings erfolgt die Versorgung hier wie dort durch einen unpaaren Nervenast vom subösophagealen Centrum aus. Während er jedoch bei *Tomocerus* vorn und ganz hoch oben von diesem ausgeht, liegt er nach der Zeichnung WILLEMS bei *Podura aquatica* viel weiter nach hinten — fast an der tiefsten Stelle des subösophagealen Centrums und weit hinter den Mandibelnerven. Daß derartige Lagedifferenzen eventuell in phylogenetischer Beziehung von großer Wichtigkeit sein können, ist wohl klar[1]. — FOLSOM findet kein wohlabgegrenztes Bündel von Nervenfibrillen für Glossa und Paraglossen, sondern viele getrennte Fibrillen, die je von einer Ganglienzelle des infraösophagealen Ganglions ausgehen und zwischen die Hypodermiszellen der Zunge eindringen. Sie sollen meist ebenso dünn sein wie die chitinbildenden Fadenzellen (!) des Labrums.

Was nun die Innervation des Tentoriums anbetrifft, so ist bis jetzt über sie nichts bekannt geworden. FOLSOM, der einzige, der diesen komplizierten Apparat außer mir gesehen hat, macht darüber keinerlei Angaben.

Jene eigenartigen Bildungen am Ende des subösophagealen Centralorgans, wo letzteres durch drei Connective mit dem I. Thoracalganglion in Verbindung tritt, sind allerdings von WILLEM zum größten Teil richtig erkannt und gezeichnet worden. Er findet die drei Connective — ebenso jenen eigentümlichen zelligen Fortsatz in dem Zwischenraum, der bei ihm von einer Hypodermiszelle herstammt. Dagegen sah er weder den Nerv, der vom subösophagealen Organ zum Tentoriumbalken hinzieht, noch jenen, der sich vom I. Thoracalganglion aus dorthin begibt. So wird es erklärlich, wenn er seine Deduktion mit den Worten schließt: »Rien dans mes préparations ne me permet d'admettre que ces branches nerveuses aient quelque relation avec l'intestin.«

Einer letzten Differenz zwischen *Podura* und *Tomocerus* mag zum Schluß hier noch Erwähnung getan werden. Auf S. 673 teilte ich mit,

[1] Eine nebensächliche Differenz gegenüber *Tomocerus* entsteht durch das Auftreten eines relativ langen, dünnen Zungennervs bei *Podura*.

daß genau von der mittleren Partie des supraösophagealen Centrums, von seinem hinteren Teil, ein stumpfer, unpaarer Nervenfortsatz ausgeht, der zum periösophagealen Gefäß hinabsteigt, das er offenbar innerviert. — Ich konnte trotz genauer Prüfung dieser Stelle keinen eigentlichen Ganglienknoten entdecken — ebensowenig Nerven, die sich von ihm aus an dem Gefäß entlang erstrecken. — *Podura aquatica* zeigt hierin andre Verhältnisse. WILLEM fand bei ihr von jedem Gehirnteil einen dünnen Nerven ausgehen, der nach kurzem Verlauf in einem kleinen, nur aus drei bis vier Zellen bestehenden Ganglion endigte, das auf der lateralen Wand des Gefäßes auflag. Von jedem der beiden Knoten gingen zwei Nervenfäden aus, von denen sich der eine nach hinten, der andre nach vorn wandte.

Die »Kopfnieren«.

Ich komme nun zu zwei merkwürdigen Gebilden, die mir anfangs viel Kopfzerbrechen machten, deren wahre Natur ich aber jetzt erkannt zu haben glaube. Es handelt sich um zwei an bestimmter Stelle und in regelmäßiger Form auftretende Zellmassen, die — soviel ich sehen kann — bisher von keinem Forscher für die Collembolen erwähnt worden sind. Sie stellen zwei mächtige, sich zu beiden Seiten der oberen Schlundganglien erstreckende Komplexe von etwa 130—150 μ Länge dar, von deren mittlerer Partie sich jederseits ein langer, nach unten immer schmäler werdender Zipfel gegen die Nervenschlinge hin ausdehnt, ohne sie jedoch zu erreichen[1] (siehe Fig. 23 *Ko.N*, Taf. XXXIX). Obgleich die Zellmasse auf vielen Schnitten vollständig frei zu liegen scheint, tritt sie doch zu verschiedenen Gebilden der Kopfhöhle in unmittelbare Beziehung. Ihre eigentliche Ausgangsstelle ist wohl die innere Wand der Einstülpung, an welcher die Augen sitzen, und zwar scheint sie sich hier direkt an das Chitin anzuheften. Eine eigentliche Hypodermis läßt sich nämlich — wenigstens bei älteren Tieren — hier nirgends mehr nachweisen, obgleich sie natürlich ehedem bestanden haben muß. Außerdem tritt unser Zellkörper in direkte Berührung mit einer Anzahl Muskeln, die er auf seinem Wege antrifft. Es ist möglich, daß sie ihm nicht nur als Stützen, sondern auch als Befestigungsmittel dienen. Nur seine eigentümliche Lage zwischen den Muskeln, und zum Teil auch gewissen nervösen Partien, bewahrt ihn vor dem Schicksal, haltlos in der Kopfhöhle hin und her zu flottieren.

[1] Letzters ist nicht sogleich festzustellen, da entlang dem Zipfel ein schmaler Muskel verläuft, der dessen freies Ende gewissermaßen verbirgt, zumal die Zellmasse hier sehr dünn ist.

Was nun die feinere Struktur des Gebildes anbetrifft (siehe Fig. 37, Taf. XL), so besteht es aus einer größeren Anzahl umfangreicher runder Zellen, die sich nach außen über den Gesamtkörper vorwölben und auch im Innern ziemlich gut voneinander abgrenzen. Jede Zelle besitzt einen großen runden Kern mit nicht sehr kompaktem Chitinwerk. Das Plasma zeigt eine wabenförmige Struktur und scheint von zarter Natur zu sein, da es bei mangelhafter Konservierung früher als andre Gewebsbestandteile der Zerstörung unterliegt. Nur am Rande des ganzen Körpers ist es von dichterem Gefüge, was auch in dem starken Lichtbrechungsvermögen dieser Region zum Ausdruck kommt. Die Waben des Plasmas sind nun keine Kunstprodukte. Dies beweisen die häufig in ihm auftretenden Einschlüsse kleiner, kugelförmiger, stark lichtbrechender Gebilde, die offenbar Concremente darstellen.

Gerade diese Bildungen werfen nun ein Licht auf die Bedeutung des ganzen Organs. Seine Elemente scheinen nämlich identisch zu sein mit den im Fettkörper der Collembolen vorkommenden sog. Harnzellen. Es sind dies eigenartige Zellelemente, die in sich Salze der Harnsäure aufspeichern, und denen man eine ähnliche Funktion zuschreiben darf, wie beispielsweise den Chloragogenzellen. In neuerer Zeit hat sich PHILIPTSCHENKO das Verdienst erworben, diese bisher noch wenig bekannten Gebilde in Verbindung mit dem Fettkörper einer genaueren Untersuchung zu unterziehen[1]. Er fand, daß das Cytoplasma der gut voneinander abgegrenzten Harnzellen, nach erfolgter Auflösung der Concretionen, einen zartwabigen Bau besitzt, und daß es im Centrum einen großen Kern enthält, so daß das Ganze (nach seinen Bildern zu schließen) genau wie auf unsrer Fig. 37 aussieht. Die Maßverhältnisse von Kern und Zelle differieren etwas bei den verschiedenen Formen, die PHILIPTSCHENKO untersuchte, und sind auch

---

[1] Einen typischen Fettkörper, verbunden mit Harnzellen, so etwa, wie ihn PHILIPTSCHENKO auf seiner Fig. 14 Taf. XVI gezeichnet hat, fand ich im Hinterteil des Kopfes von *Tomocerus*, in Gestalt zweier symmetrisch angeordneter Lappen, zu beiden Seiten des Oesophagus. Die Harnzellen liegen als mächtige helle Gebilde mit großen Kernen zunächst nach innen an der Darmwand. Die beiden Lappen des Fettkörpers stehen durch zwei schenkelartige Bildungen, die symmetrisch zur dorsalen Mittellinie verlaufen, mit der Hypodermis in Beziehung. Wir haben es hier wohl mit ähnlichen Dingen zu tun, wie die von SOMMER bei unsrer Form als »Excretionsorgane« beschriebenen Fettkörper, die den Darm vom Thorax bis zum Abdomen in Gestalt zweier seitlicher Wülste begleiten. Vielleicht ergibt eine spätere Untersuchung, daß auch diese Bildungen, ebenso wie die von mir für den Kopf erwähnten, mit der Leibeswand in Verbindung stehen und sogar von ihr anfangs ihren Ausgang nehmen.

abhängig von der individuellen Größe des betreffenden Tieres. Auch hierin finde ich Übereinstimmung mit den von mir beschriebenen Gebilden. So fand PHILIPTSCHENKO den Durchmesser der Harnzellen bei *Neanura* 40—60 μ, bei einer Körperlänge von 2—2½ mm; bei *Onchyurus* 50—70 μ, bei 1½ mm Körperlänge. — Unsre Zellen betragen je nach der Größe des Tieres 35—55—75 μ.

PHILIPTSCHENKO erwähnt, daß die Concremente der Harnzellen sich leicht bei Behandlung mit Wasser oder Säure auflösen. Will man diese Einschlüsse bewahren, so muß man die Objekte in absolutem Alkohol konservieren; ferner müssen die Schnitte in einer Farbe tingiert werden, die in starkem Alkohol zubereitet ist. Ich habe nun beide Vorsichtsmaßregeln nicht angewandt, da ja meine Studien sich mit ganz andern Dingen als den Harnzellen beschäftigen sollten. Trotzdem erhielten sich ziemlich häufig einzelne Reste dieser Concremente. Vergleiche ich sie mit den von PHILIPTSCHENKO für *Tomocerus vulgaris* gegebenen Figuren, so sehe ich auch hier eine gewisse Übereinstimmung. Die Einschlüsse sind in meinen Präparaten wie dort rund und enthalten im Centrum einen sich stärker färbenden Kern[1]. Ein gewisser Unterschied zwischen den Harnzellen, wie sie beispielsweise PHILIPTSCHENKO auf seiner Fig. 4, Taf. XVII im Fettkörper von *Neanura muscorum* abbildet und den hier behandelten Gebilden von *Tomocerus* scheint allerdings bezüglich der Kerne zu bestehen. Während nämlich letztere bei uns rund bis oval und ziemlich groß (10—15 μ) sind und im Innern ein verhältnismäßig loses Chromatinnetz mit Nucleolen besitzen, sind die entsprechenden Kerne, nach den Bildern PHILIPTSCHENKOS, relativ klein für die Größe des Zellleibes und bestehen nur aus einem einzigen gleichmäßig gefärbten länglichen Patzen. Die scheinbare Verschiedenheit erklärt sich jedoch meines Erachtens einfach durch die Annahme, daß die PHILIPTSCHENKOschen Kerne bei der Konservierung gelitten haben. Es trat bei ihnen eine Art Verbacken des Chromatins ein, wobei gleichzeitig die Kerne in ihrer Größe reduziert wurden[2].

---

[1] Übrigens stellte auch SOMMER für die Concremente des Fettkörpers in den hinteren Körperabschnitten von *Tomocerus* eine deutlich ausgesprochene konzentrische Schichtung fest.

[2] Ich habe diese Erfahrung zu wiederholten Malen an eignen Präparaten gemacht, namentlich auch bei Anwendung zu heißer Konservierungsflüssigkeiten. (Damit will ich natürlich nicht gesagt haben, daß diese letztere Ursache durchaus die fraglichen Veränderungen der PHILIPTSCHENKOschen Kerne verschuldet haben muß; ebensowenig kann natürlich vom Verhalten des Kernes auf dasjenige der übrigen Zellelemente geschlossen werden.)

Als neue Tatsache tritt nun bei unsern Harnzellen die Erscheinung auf, daß sie unabhängig von einem Fettkörper an der geschilderten Stelle vorkommen — d. h. daß sie nicht, wie PHILIPTSCHENKO für seine Objekte stets findet, in ein Syncytium von Fettzellen eingebettet sind[1]. Dieser Umstand, sowie die bestimmte Gestalt und Lage der Zellkomplexe geben diesen ein so charakteristisches Gepräge, daß ich vorschlage, den beiden bäumchenartigen Gebilden einen eignen Namen zu geben und sie als »Kopfniere« zu bezeichnen, wobei wohl kaum eine Verwechslung mit den gleichnamigen, aber morphologisch gänzlich verschiedenen Organen andrer Tiergruppen möglich sein dürfte.

Es wird nun von Interesse sein, zu untersuchen, ob und wie weit diese Kopfniere auch bei andern Collembolenarten vorkommt[2].

Anhang.

Biologisches und Methodisches.

Tomocerus plumbeus L. gehört zu den häufigsten Collembolenarten der Umgebung von Göttingen. Ich traf das Tier stets in größeren Mengen in dem sog. Rohnswäldchen, einem kleinen Gehölz in unmittelbarer Nähe der

[1] Da nirgends in Verbindung mit unsern Harnzellen Gebilde vorkommen, die den Charakter von Fettzellen tragen, so dürfte wohl die Annahme berechtigt sein, daß sie nicht aus solchen hervorgehen. Damit würde meines Erachtens die These PHILIPTSCHENKOS, daß bei den Entomobryidae die Harnzellen nie aus Fettzellen entstehen (im Gegensatz zu *Sminthurus fuscus*, wo dies stets der Fall ist), eine Stütze erhalten.

[2] Als ich meine Arbeit schon abgeschlossen und an diese Zeitschrift eingereicht hatte, äußerte Herr Geheimrat EHLERS mir gegenüber die Vermutung, die von mir bei *Tomocerus* als Kopfniere bezeichneten Organe möchten vielleicht identisch mit den bei gewissen Pterygoten aufgefundenen sog. Corpora allata sein. Da ich bisher absichtlich, aus in der Einleitung erwähnten Gründen, die Organisation der höheren Insekten nicht in den Kreis meiner Betrachtungen gezogen habe, so kann ich auch jetzt noch nicht zu dieser Frage definitiv Stellung nehmen. Soviel möchte ich jedoch schon hier mitteilen, daß es mir nach Kenntnisnahme der diesbezüglichen Befunde von BÜRGER, HEYMONS, JANET und andern, in der Tat so scheinen will, als ob die Kopfnieren des *Tomocerus* den Corpora allata der pterygoten Insekten homolog seien, wobei ich jedoch gleichzeitig allerlei »wenn« und »aber« setzen möchte. Denn einerseits sind recht different gebaute, auch in ihrer Lage nicht immer übereinstimmende Bildungen als Corpora allata bezeichnet worden, und anderseits hat man für sie die verschiedenartigsten Funktionen in Anspruch genommen. Ich hoffe, daß die Erforschung der Entwicklungsgeschichte dieser eigentümlichen Körper manches zur Klärung der Sachlage beitragen wird.

Stadt, das vornehmlich Buchenbäume führt. Hier lebt es während des ganzen Jahres im Mulm des faulenden Laubes, wobei es sich nicht ganz an der Oberfläche, sondern in einer mittleren Schicht der Blätterlagen aufhält. Man findet es aber auch häufig an den unteren Teilen der Baumstämme, namentlich dann, wenn hier die Rinde feucht und bröckelig geworden ist und mit vielen Löchern und Spalten Unterschlupf gewährt. Zahlreiche Beobachtungen bestätigen mir die Ansicht, daß sich die Tiere auch von Rindenteilchen zu ernähren vermögen, was zu erwarten war, da ihre gewöhnliche Nahrung in der sich zersetzenden cellulosehaltigen Substanz faulender Blätter besteht. Daß es nicht etwa lebende organische Substanzen sind, von denen sich die Tiere ernähren, läßt sich leicht erweisen, wenn man sie mit durch Auskochen in Wasser sterilisiertem Mulm in einem Glasgefäß einzwingert. Sie halten sich darin wochenlang am Leben und können auch, bei sonstigen geeigneten Verhältnissen, leicht zur Fortpflanzung gebracht werden. Diese findet das ganze Jahr durch statt, vielleicht mit einziger Ausnahme der kälteren Monate[1]. Hierfür spricht schon die Tatsache, daß man fast ununterbrochen Tiere der verschiedensten Größenverhältnisse findet. Mit dem Anfang der kälteren Jahreszeit überwiegen allerdings die kleineren Tiere, woraus man vielleicht schließen darf, daß die Kälte das Wachstum zeitweilig verzögert, oder ganz suspendiert.

Das Studium von *Tomocerus*, wie wohl der meisten Collembolen, wird leider durch die großen technischen Schwierigkeiten, die sich dem Forscher entgegenstellen, stark behindert. Daher mag es wohl auch kommen, daß diese so hochinteressante Insektengruppe bisher auf ihre Organisation hin nur wenig studiert worden ist. Da ich aus eigner Erfahrung weiß, wie oft durch einen einzigen technischen Kunstgriff das Studium eines Objekts erleichtert wird, so soll hier der wesentliche Teil meiner technischen Erfahrungen bei *Tomocerus* zum Nutzen und Frommen der Fachkollegen mitgeteilt werden.

Beim Einfangen der Tiere muß auf drei ihrer Eigenschaften besonders Rücksicht genommen werden: Ihre leichte Verletzlichkeit, ihre Empfindlichkeit gegen Trockenheit und ihre Lichtscheu. Man darf sie deshalb nie mit den Händen anfassen und sie stets nur in einem feuchten undurchsichtigen Gefäß transportieren[2]. Die letzterwähnte Eigenschaft hilft mir bei ihrem Fang. Ich breite zu diesem Zweck im Wald, an den Stellen, wo die Tiere vorkommen, ein schwarzes Wachstuch mit der Glanzfläche nach oben aus und lege mich darauf. Nun entferne ich in nächster Nähe des letzteren die oberflächlichen Blattlagen. Die Tiere werden dabei bloßgelegt und durch das sie treffende Licht zum Springen veranlaßt. Ich treibe sie nun auf mein Wachstuch, auf dem sie gern sitzen bleiben, weil es dunkel ist. Sehe ich darauf einen *Tomocerus* festgeheftet, so ergreife ich an dieser Stelle das Tuch und drehe es schnell um, so daß es nun mit dem Rücken nach unten gekehrt ist, in welcher Stellung er nicht wagt, seinen Ventraltubus von der Unterlage abzulösen. Es ist dann eine leichte Mühe, das Tier schließlich in ein dunkles Gefäß zu bugsieren.

[1] Noch im Monat November fand ich in meinen Glaszwingern sich entwickelnde Eier. Ich habe keinen Grund, anzunehmen, daß im Freien andre Verhältnisse vorliegen.

[2] Ich verwende zum Fang ein mit schwarzem Papier umklebtes Glasgefäß mit einem Blechdeckel, in dem sich ein Schiebefensterchen befindet.

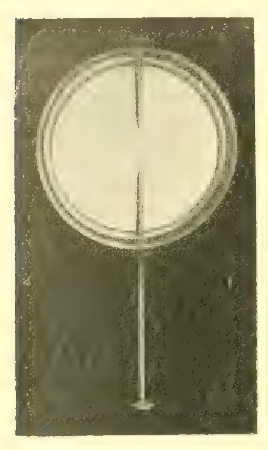
Zum Studium der Kopforgane ist, neben der Schnittmethode, die Präparation am Totalobjekt unerläßlich. Ohne letztere ist eine Vorstellung vom äußeren Bau und der Lage der Organe, trotz aller Rekonstruktionsmethoden, nur sehr schwierig zu erlangen. Plattenmodelle habe ich mit Vorteil für das Nervensystem und das Tentorium angewandt. Doch bietet diese Technik sehr viel Schwierigkeiten, da bei dem kleinen Objekt sehr starke Vergrößerungen und ziemlich dünne Schnitte angewandt werden müssen, was bei der Rekonstruktion in der mangelhaften Genauigkeit des Modells zum Ausdruck kommt. — Zur Ausführung lückenloser Serien ist es nötig, entweder ziemlich junge Tiere oder solche auszuwählen, die gerade erst gehäutet haben. Als Konservierungsmittel habe ich mir, nach vielen wenig befriedigenden Versuchen mit den gebräuchlichsten Stoffen, eine eigne Flüssigkeit zusammengestellt, die allen Anforderungen, die ich an sie stellte, vollauf Genüge leistete. Sie hat folgende Zusammensetzung:

10 Teile Platinchlorid (1%),
5 Teile konz. wäss. Sublimatlösung,
5 Teile Alcoh. abs.,
1 Teil Eisessig.

Die Mischung hat die Vorzüge der Osmiumgemische — besonders der HERRMANNschen Flüssigkeit —, ohne deren Nachteile (vor allem die starke Schwärzung, die sich namentlich an Insektengeweben höchst lästig geltend macht) aufzuweisen. Die Objekte werden zur schnellen Fixierung in die auf 60° C erwärmte Flüssigkeit gebracht und bereits nach wenigen Minuten in die kalte Lösung übertragen, in der sie 2½—3 Stunden lang verbleiben, um dann in die gewöhnlichen Alkoholstufen mit wachsendem Konzentrationsgrad übergeführt zu werden. Um die Tiere am Aufsteigen an die Oberfläche zu hindern, was durch die kleinen Luftbläschen verursacht wird, die sich unter den Schüppchen ansammeln, bringe ich sie vor der Konservierung zu 5—10 Stück in kleine, 2 cm lange und 1 cm dicke angefeuchtete Glasröhrchen, die ich an beiden Seiten mit Gaze verschließe. Nachdem ich eine größere Menge der mit Tieren gefüllten Röhren mit heißer Konservierungsflüssigkeit bedeckt habe, sauge ich schnell mit einer Pipette die Luft aus den Röhrchen und bewirke hierdurch, daß die Objekte jetzt vollständig untertauchen, so daß sie nun von allen Seiten von Flüssigkeit umgeben sind. Bei einfacher Konservierung in 70%igem Alkohol, die man dann anwenden kann, wenn man nur die Chitinteile der Tiere gebrauchen will, sinken die Objekte, trotz Luftblasen, infolge ihres größeren specifischen Gewichtes gegenüber dem Alkohol, in der Flüssigkeit unter. — Zur Färbung meiner Schnittserien dient mir allein die HEIDENHAINsche Methode.

Ich sagte schon oben, daß zum Verständnis der Lage und äußeren Form der Mundwerkzeuge unbedingt auch die Zergliederung des Objekts in toto erforderlich ist. Selbstverständlich ist dies bei der geringen Ausdehnung des *Tomocerus*-Kopfes (seine Längsachse beträgt meist nicht ganz 1,2 mm) nicht sehr leicht, und es bedarf vieler Übung, um zum Ziele zu gelangen. Auch bei der Präparation der Weichteile — besonders der Muskeln — leistet die von mir angegebene Konservierungsflüssigkeit große Dienste. Sie läßt die Muskelelemente mit großer Deutlichkeit hervortreten und erlaubt, sie leicht von ihren Ursprungsstellen loszulösen, ohne sie deshalb brüchig zu machen. Als Farbstoff für die zur Zergliederung bestimmten fleischigen Objekte schien mir das Alaunkarmin am geeignetsten. Wie

sehr selbst bei solchen kleinen Objekten das plastische Sehen von Wichtigkeit ist, lehrte mich die Zeisssche binoculare Lupe, ohne die mir sicher die Zergliederung der Kopforgane nicht in so weitgehendem Maße möglich gewesen wäre. Leider sind manche Teile — trotz der stärksten Vergrößerungen — zu klein, um noch plastisch zu wirken. Um die eben erwähnte Eigenschaft der binocularen Lupe ganz auszunützen, konstruierte ich mir den nebenstehenden kleinen Apparat, der mir in gewissen Fällen große Vorteile gewährte. Er besteht aus einem kleinen kreisförmigen Glasschälchen von 6 cm Durchmesser, in welchem horizontal ein kleines Eisenstängchen verläuft, das auf der einen Seite über das Glas hinaus ragt, so daß es von hier aus in seinem Lager gedreht werden kann. Die Durchtrittsstelle ist mit einem Lederscheibchen gedichtet. Auf der Mitte des Stängchens ist eine plane Fläche abgeschliffen, die zur Aufnahme des Objekts dient. Indem ich es in bestimmter Weise auf das erstere aufklebe, kann ich, durch Drehung der Achse, jede beliebige Seite des Gegenstandes einer gewissen Beleuchtung aussetzen, ohne Gefahr zu laufen, daß durch Strömungen, die in der Flüssigkeit, in der es sich befindet, durch die Wärmestrahlen der Lampe[1] entstehen, seine Lage verändert wird. Das Aufkleben wird auf folgende Weise bewerkstelligt. Ich bringe zunächst das Objekt aus Wasser in ein winziges Tröpfchen dicken Fischleim (der nur die Stelle benetzen darf, an welcher der Gegenstand festkleben soll), das ich auf die ebene Fläche in der Mitte der Stange auftrage, orientiere zunächst flüchtig unter der einfachen Lupe und im Trocknen und fülle dann das Gefäß mit niedrigprozentigem (30—50%) Alkohol auf, in welchem der Fischleim noch sehr lange unerstarrt bleibt, so daß man vollauf Zeit hat, das Objekt unter der binocularen Lupe in die gewünschte Lage zu bringen. Ist dies geschehen, so fülle ich starken Alkohol nach. Die Befestigung ist dann nach einiger Zeit so stark, daß man sogar — wenn dies erwünscht sein sollte — noch Präparationen an dem festgeklebten Objekt vornehmen kann.



Textfig. 12.

Üble Erfahrungen macht der Forscher ferner noch beim Färben der feinen Chitinelemente der Mundwerkzeuge. Da sie zum Teil, wie Epipharynx und Teile des Zungenapparats, ganz farblos und durchsichtig sind, so bedürfen sie unbedingt der Färbung, um auch nur gröbere Einzelheiten hervortreten zu lassen, oder unter der binocularen Lupe plastisch zu erscheinen. Die meisten Farben greifen nun — selbst bei tagelanger Einwirkung — diese Chitinteile gar nicht an, andre wieder geben nur eine ganz diffuse Färbung, die keinerlei Vorteile gewährt. Hier führt nun ein Verfahren mit ungereinigtem Holzessig zum Ziel. Ich lasse die fraglichen Objekte mindestens 24 Stunden in

[1] Als für meine Zwecke geeignetste Beleuchtungsquelle bediene ich mich einer Nernstlampe, die in einer Blechhülse steckt, welche im Innern mit einer lichtreflektierenden (nicht spiegelnden) weißen Masse bestrichen ist, und die nur durch eine kleine, runde Öffnung einen Lichtkegel nach außen sendet.

dieser Flüssigkeit. Oft erweist sich selbst ein Aufenthalt von einigen Tagen als wünschenswert, je nachdem ein stärkerer oder geringerer Färbegrad vonnöten ist. — Nur mit dieser Methode war es mir z. B. möglich, die komplizierten Verhältnisse des Epipharynx aufzuklären.

Wenn ich nur das Chitinskelet eines Organs studieren wollte, entfernte ich stets vorher die Fleischteile durch Präparation mit Nadeln, nie wandte ich Kalilauge an, da ich die Erfahrung gemacht hatte, daß sie nicht selten die gröberen Chitinteile angreift und die feineren sogar gänzlich zerstört.

Literaturverzeichnis.

1. H. F. Fernald, The Relationships of Arthropods. Johns Hopkins University Baltimore. Studies from the Biological Laboratory. Vol. IV. 1887—1890.
2. A. Fitch, Eigth Report on the Noxious and other Insects of the State of New York. Albany, N. Y. 1863.
3. Justus Watson Folsom, The Anatomy and Physiology of the Mouth-Parts of the Collembolan, Orchesella cincta L. Bulletin of the Museum of Comp. Zool. at Harvard Coll. Vol. XXXV. No. 2. 1899.
4. — The Development of the Mouth-Parts of Anurida maritima Guér. Bulletin of the Museum of Comp. Zool. at Harvard Coll. Vol. XXXVI. No. 5. 1900.
5. R. W. Hoffmann, Über die Ernährung der Embryonen von Nassa mutabilis L. Ein Beitrag zur Morphologie und Physiologie des Nucleus und Nucleolus. Diese Zeitschr. Bd. LXXII. 1902.
6. — Über die Morphologie und Funktion der Kauwerkzeuge von Tomocerus plumbeus L. II. Beitrag zur Kenntnis der Collembolen. Diese Zeitschr. Bd. LXXXII. 1905.
7. — Über den Ventraltubus von Tomocerus plumbeus L. und seine Beziehungen zu den großen unteren Kopfdrüsen. Ein Beitrag zur Kenntnis der Collembolen. Zoolog. Anzeiger. XXVIII. Bd. 1904.
8. A. D. Imms, Anurida. Liverpool Mar. Biol. Comm. Mem. No. 13, 99 p. 4 Fig., 7 Taf. (war mir nicht zugänglich). 1906.
9. H. J. Kolbe, Einführung in die Kenntnis der Insekten. Berlin 1893.
10. E. Korschelt, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns. Zoologische Jahrbücher. Bd. IV, Heft 1. Jena 1889.
11. John Lubbock, Notes on the Thysanura. The Transactions of the Linnean Society of London. Vol. XXIII. 1862.
12. — Monograph of the Collembola and Thysanura. The Ray Society. London 1873.
13. N. Nassonow, Zur Morphologie der niedersten Insekten (Lepisma, Campodea und Podura). Russisch. Schriften der Gesellschaft der Freunde der Naturw. usw. Moskau 1887 (war mir nicht zugänglich).
14. E. v. Olfers, Annotationes ad anatomiam Podurarum. Inaug.-Diss., Berlin 1862.

15. A. S. Packard, Bristle-tails and Spring-tails. The American Naturalist. Vol. V. 1871.
16. Jur. Philiptschenko, Anatomische Studien über Collembolen. Diese Zeitschr. Bd. LXXXV. 1906.
17. — Über die Abstammung des Fettkörpers und der Nephrocyten bei den Arthropoden. Separatabdruck aus: Arbeiten der Kaiserl. St. Petersburger Gesellschaft der Naturforscher. T. XXXVII. (Russisch.)
18. S. Prowazek, Bau und Entwicklung der Collembolen. Arbeiten aus den zoolog. Instituten d. Universität Wien. Tom. XII. III. Heft. 1900.
19. Albert Sommer, Über Macrotoma plumbea. Beiträge zur Anatomie der Poduriden. Diese Zeitschr. Bd. XLI. 1885.
20. Rudolf Stummer v. Traunfels, Vergleichende Untersuchungen über die Mundwerkzeuge der Thysanuren und Collembolen. Sitzungsberichte d. mathem.-naturw. Klasse d. K. Akad. d. Wiss. Bd. C. Abt. I. Jahrg. 1891. Heft IV.
21. Tycho Tullberg, Sveriges Podurider. Kongl. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar. Bd. X. No. 10. Stockholm 1872.
22. Victor Willem, Recherches sur les Collemboles et les Thysanoures. Mémoires couronnés et Mémoires des Savants étrangers publ. par l'Acad. roy. des sc., des lettres et des beaux-arts de Belgique. Tome LVIII. 1899—1900.
23. — Les glandes céphaliques des Orchesellés. Arch. de Biol. Tome XVII. 1901.
24. — Les yeux et les organes post-antennaires des Collemboles. Annales de la Soc.-entomol. de Belgique. Bd. XLI. Brüssel 1897.

Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Figuren, mit Ausnahme der Freihandzeichnung Fig. 3, wurden mit dem Abbéschen Zeichenapparat, bei Anwendung eines Zeissschen Mikroskops mit apochromatischem Linsensystem, entworfen.

Allgemein gültige Bezeichnungen.

A, Articulationsstelle für die Mandibel;
Abd, Abductor;
Abd.p.gl, Abductor pedis glossae;
Ad, Adductor;
Ad.p.gl, Adductor pedis glossae;
a.St, abgegliedertes Stück der Mundfalte;
Ca, Cardo;
Ch.S, Chitinsehne, an welcher der Retractor des Tent. und die Levatoren des Glossafußes sich befestigen;
Ch.str, Chitinstrang, an dem das Muskelband der Add. p. gl. entlang läuft;
D, Depressor;
D.p.gl, Depressor pedis glossae;
d.R, dachförmige Rampe;
Ep, Epipharynx;
Ep.G, Epipharyngealganglion;
F, Ferse des Glossafußes;
Fa.B, Faserbüschel, mit welchem der Muskel sich befestigt;
Fa.Z, Fadenzellen;
G, Ganglion;
Gl. Glossa;
Gl.B, Glossabein;
Gl.F, Glossafuß;
Gl.L.M, Glossa-Labiummembran;
gr.t.K, große tubulöse Kopfdrüse;
ha.Dr, hantelförmige Drüse;
hy.Pl, hyaline Platte des Labiums;

I.M, I. Maxille;
I.M.N, I. Maxillennerv;
K.Fl, Kaufläche;
Kl, Klaue;
La, Labrum;
Labr.G, Labrumganglion;
L.G, Labiumganglion;
L.M, Labiummuskel;
L.N, Labiumnerv;
L.p.gl. I } Levator pedis glossae I u.
L.p.gl. II } II;
M, Mandibel;
M.F, Mundfalte;
M.N, Mandibelnerv;
N, Nervensystem;
n_1, n_2, n_3, n_3', n_3'', Labrumnerven;
O.Centr, oberes nervöses Centrum;
Oes, Oesophagus;
Pa, Palpus labialis;
Pa.B, Palpusbasis;
P.Gl, Paraglosse;
Ph, Pharynx;
Ph.D, Pharynxdeckel;
Ph.Dil, Pharynxdilatatoren;
Ret.tent, Retractor tentorii;
Rot, Rotator;
Sch, Schild des Labiums;
Segm, Segmentgrenze des unteren nervösen Centralorgans;
Sp, Chitinspange zur Aussteifung des Zungenapparates;
St, Stipes;
Tent, Tentorium;
U.Centr, unteres Centralorgan;
v, Ventralrinne;
v.T, vorderer Tentoriumarm;
Z, Zehenteil des Glossafußes;
Zw, Zwickel am Labiums.

Tafel XXXVI.

Fig. 1. Totalansicht der von außen sichtbaren Mundorgane von *Tomocerus plumbeus*. Die in bestimmter Anordnung und Zahl am Labrum auftretenden Borsten, die auf Textfig. 7 angedeutet sind, wurden — ebenso wie die haarartigen Bildungen des Labiums und der Mundfalte, um das Bild nicht zu komplizieren, weggelassen. Vergr. 73 ×.

Fig. 2. Der gesamte Zungenapparat von der Dorsalseite aus gesehen. Vergr. 73 ×.

Fig. 3. Labrum, Zungenapparat und Kopfdarm. *Ta.M*, Tasche zur Aufnahme der Mandibel; *Ta.I.M*, Tasche zur Aufnahme der I. Maxille. (Freihandzeichnung nach dem plastischen Objekt.) Vergr. etwa 105 ×.

Fig. 4. Der vordere Teil des Zungenapparates von dorsalwärts gesehen. *Fi*, firstartige Erhebung des Medianteiles; *R.P.Gl*, stark aufgeworfener, gezahnter Rand der Paraglossen. Vergr. 312 ×.

Fig. 5. Der Glossakörper von der Ventralseite. Anheftungsstellen für die beiden Membranen, welche das Labium mit der Glossa verbinden. Vergr. 312 ×.

Fig. 6*a*—6*c*. Querschnitte durch den Zungenapparat. 6*a* und 6*b* durch die Gegend des freien Teiles der Paraglossen, 6*c* durch die Gegend der Verschmelzung der Paraglossen mit der Glossa. *Ho*, Hohlraum im Innern der Glossa. Vergr. 312 ×.

Fig. 7. Der Glossakörper von der Dorsalseite aus gesehen. Die Paraglossen wurden abgeschnitten. *Schn*, Schnittränder, an welchen die Paraglossen abgelöst wurden. Vergr. 220 ×.

Tafel XXXVII.

Fig. 8. Querschnitt durch den Kopf in der Gegend der Mandibelklauen. Vergr. 220 ×.

Fig. 9. Querschnitt durch den Kopf in der Gegend der Verbindung des Glossafußes mit der I. Maxille. *La*, chitinöse Stützlamelle für den Adductor pedis glossae. Vergr. 186 ×.

Fig. 10. Frontalschnitt durch den hinteren Teil des Kopfes in der Gegend der Glossafüße. Vergr. 186 ×.

Fig. 11. Querschnitt durch den Kopf, wenige Schnitte hinter der auf Fig. 9 wiedergegebenen Stelle. Vergr. 150 ×.

Tafel XXXVIII.

Fig. 12. Querschnitt durch den Kopf in der Gegend der Palpusbasis. *Pa.B*, Palpusbasis. Man sieht deutlich die Palpushöhle mit der Maxillenhöhle kommunizieren. *Z.H*, Zungenhöhle. Vergr. 220 ×.

Fig. 13. Umrißzeichnung der I. Maxille mit ihrem Palpus. *Mu*, Muskeln; *Ch.Pl*, bewegliche Chitinplatte, die mehreren Muskeln als Insertionsstelle dient. *Segm.Gr*, Segmentgrenze zwischen dem I. und II. Palpusglied; *Ret.pa*, Retractor palpi. Vergr. 104 ×.

Fig. 14*a*. Vorderteil der rechten I. Maxille von der Dorsalseite aus gesehen. Gezeichnet nach einem Holzessigpräparat in Wasser. Vergr. 600 ×.

Fig. 14*b*. Vorderteil der rechten I. Maxille von der Ventralseite aus gesehen. do. do.

A—*G* einzelne Abschnitte des I. Maxillenkopfes. *Gr*, Grube am Terminalteil des Stipes, in welcher sich der Teil *D* bewegt; *hy.Pl*, hyaline Platte am I. Maxillenkopf; *Ma*, Manschette; *Verd*, Verdünnung an der inneren Maxillenwand.

Fig. 15*a*. Die Verbindung zwischen dem linken Glossafuß und dem Cardo der linken I. Maxille, von der Dorsalseite aus gesehen. Vergr. 150 ×.

Fig. 15*b*. Die Verbindung zwischen dem linken Glossafuß und dem Cardo der linken I. Maxille, von der Ventralseite aus gesehen. *Ca.Gl.F*, Verbindung zwischen Cardo und Glossafuß. Vergr. 150 ×.

Tafel XXXIX.

Fig. 16*a*. Rechte Mandibel von der Dorsalfläche aus gesehen, jedoch etwas nach innen gedreht. Die Klaue hat fünf Zähne.

Fig. 16*b*. Rechte Mandibel von der Ventralseite aus gesehen. *Ch.Z*, Chitinzapfen; mit dem sich die Mandibel in ihrem Lager dreht; *Fe*, Fersenteil des Mandibelfußes; *H*, Höcker, der auf dem kolbig angeschwollenen Endteil der vorderen Tentoriumarme articuliert; *L*, Öffnung in der Chitinwand der Mandibel, durch welche eine große Anzahl Muskeln, sowie der Mandibelnerv in das Organ eintreten. Vergr. beider Figuren 130 ×.

Fig. 17. Linke Mandibel von der Kopfmedianebene aus gesehen. Man erkennt die S-förmige Figur, welche die Kaufläche mit der Klaue bildet. Vergr. 130 ×.

Fig. 18. Linke Mandibel von der Ventralfläche. Die Klaue hat nur vier Zähne. Vergr. 130 ×.

Fig. 19. Stück eines Frontalschnittes durch den Kopf. Getroffen wurde das hintere Stück der Mandibel mit dem Chitinzapfen und dem Lager, in welchem es sich bewegt. *Mc*, Membran, mit welcher sich das Lager an den chitinösen Teil der Kopfwand befestigt; *Fa.B*, Faserbündel, welches die Anheftung der Membran vermittelt; *Gr*, Grube, welche sich, infolge der Bewegung der Mandibel, in der acinösen Drüse bildet. Vergr. 220 ×.

Fig. 20. Der hintere Teil der Mandibel mit dem Lager in Totalansicht. *La*, Lager; *Vr*, Verbindung zwischen dem Lager und der Mandibel. Vergr. 220 ×.

Fig. 21. } Die hantelförmige Drüse. *Vac*, Secretvacuole um den Kern.
Fig. 22. } Vergr. 150 ×.

Fig. 23. Das Kopfnervensystem, gezeichnet nach einer plastischen Rekonstruktion in Wachs (Plattenmodell). *A.N*, Augennerv; *Ant*, Antennennerv; *h.Tent.N*, hinterer Tentoriumnerv; *Ko.N*, Kopfniere; *M.M.N*, Mandibelmuskelnerv; *Za*, Zapfen, der vom hinteren Teil des oberen Centralorgans zu dem periösophagealen Gefäß herabsteigt. Vergr. 105 ×.

Fig. 24. Längsschnitt durch die Schlundnervenschlinge. (Aus einem Querschnitt durch den Kopf.) Vergr. 105 ×.

Fig. 25*a*–25*c*. Querschnitte durch den Pharynx, die Nervenplatte und die Epipharyngealganglien. *N.Fibr*, Nervenfasern; *N.Pl*, Nervenplatte; *N.v.T*, Nerv, der den vorderen Tentoriumarm versorgt. Vergr. 220 ×.

Fig. 26. Die vordere Nervenschlinge mit dem Labrumganglion. (Partie eines Frontalschnittes durch den Kopf.) *Lü*, Lücke in der Nervenplatte, die in Wirklichkeit nicht vorhanden ist und nur durch ihre Zerlegung in Schnitte hervorgerufen wurde; *v.N.R*, vorderer Teil des Nervenringes. Vergr. 220 ×.

Fig. 27. Sagittalschnitt durch das Labrum. *D.La.* = Labrumdepressor; *R.Z* = Riesenzelle. Vergr. 220 ×.

Fig. 28. Frontalschnitt durch das Labium. *A.t.Dr*, Ausführgang der großen tubulösen Kopfdrüse. Vergr. 220 ×.

Tafel XL.

Fig. 29. Längsschnitt durch die Mandibel. *M.G*, Mandibelganglion. Vergr. 220 ×.

Fig. 30. Längsschnitt durch die I. Maxille. Vergr. 220 ×.

Fig. 31. Querschnitt durch die hintere Partie des Kopfes, in der Gegend der großen Ganglienknoten (*G*). *N.x*, Schlingennerv (Nerv, der sich von dem Ganglienknoten abzweigt und mit seinem Partner unter dem Oesophagus zu einer Schlinge vereinigt); *G.x*, einer der beiden kleinen Ganglienknoten, die der Nerv auf seinem Wege bildet. Vergr. 220 ×.

Fig. 32. Schnitt (Partie eines Kopfquerschnittes) durch die subösophageale Nervenschlinge (*N.Schl*). Vergr. 220 ×.

Fig. 33. Sagittalschnitt durch das mittlere nervöse Centralorgan und die Innervation des Zungenapparates. Vergr. 220 ×.

Fig. 34. Querschnitt durch den hinteren Teil des Zungenapparates mit den Zungenganglien (*Z.G*). Vergr. 220 ×.

Fig. 35. Sagittalschnitt durch den hinteren Teil des unteren nervösen Centralorgans. *ch*, Chitinstrang, welcher dem vorderen Tentoriumnerven als Stütze dient; *Fa*, Falten im Integument, zugleich die hintere und untere Grenze des Kopfes bezeichnend; *Verb.N*, Verbindungsnerv zwischen der prothoracalen Nervenmasse und dem unteren nervösen Centralorgan; *v.Tent.N*, vorderer Tentoriumnerv; *z.h*, Zellhaufen, aus dem der Chitinstrang (*ch*) emporsteigt. Vergr. 220 ×.

Fig. 36*a*–36*c*. Querschnitte durch den nervösen Grenzteil. Vergr. 220 ×.

Fig. 37. Schnitt durch ein Stück der Kopfniere. Vergr. 435 ×.



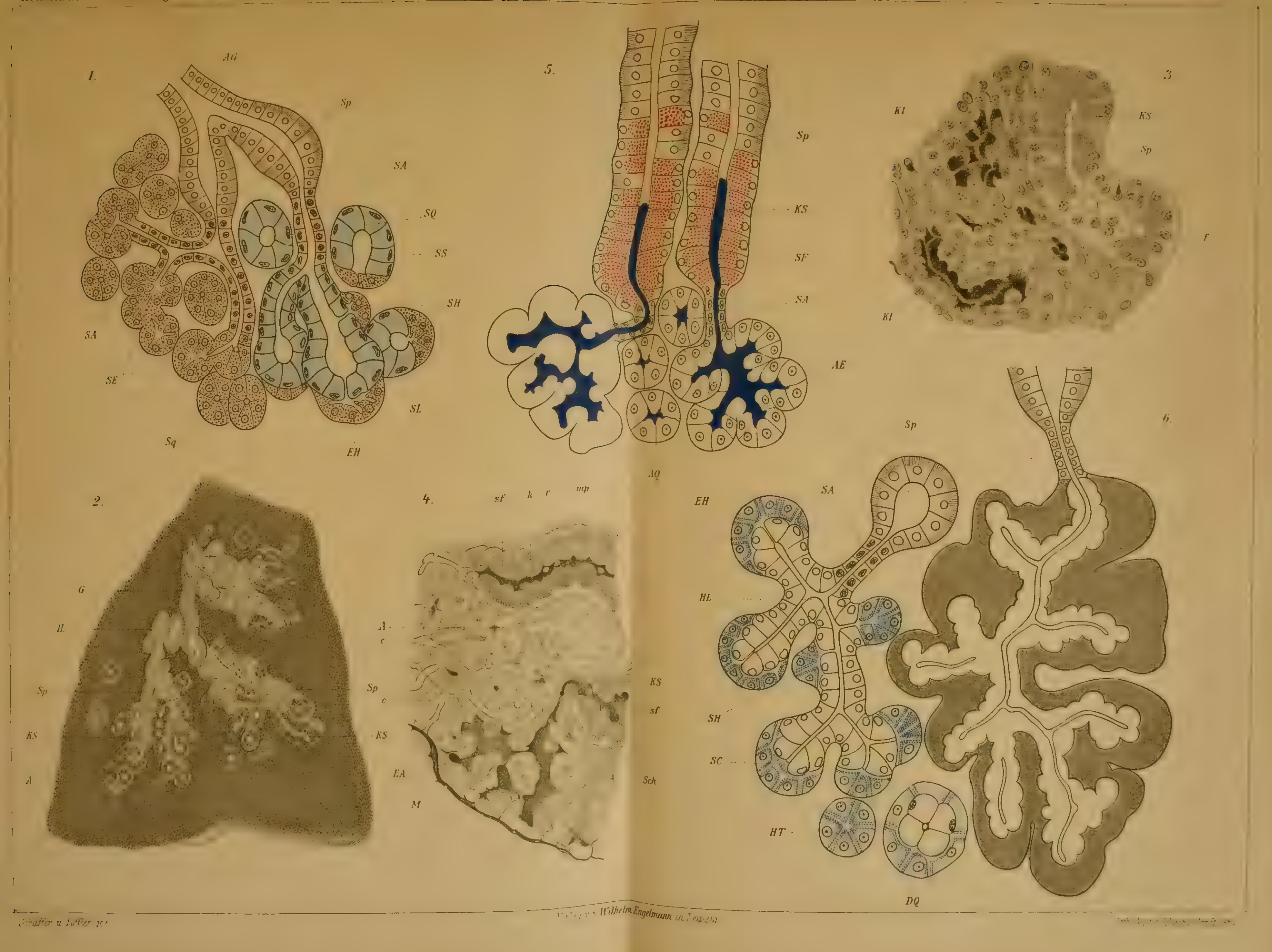
Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.



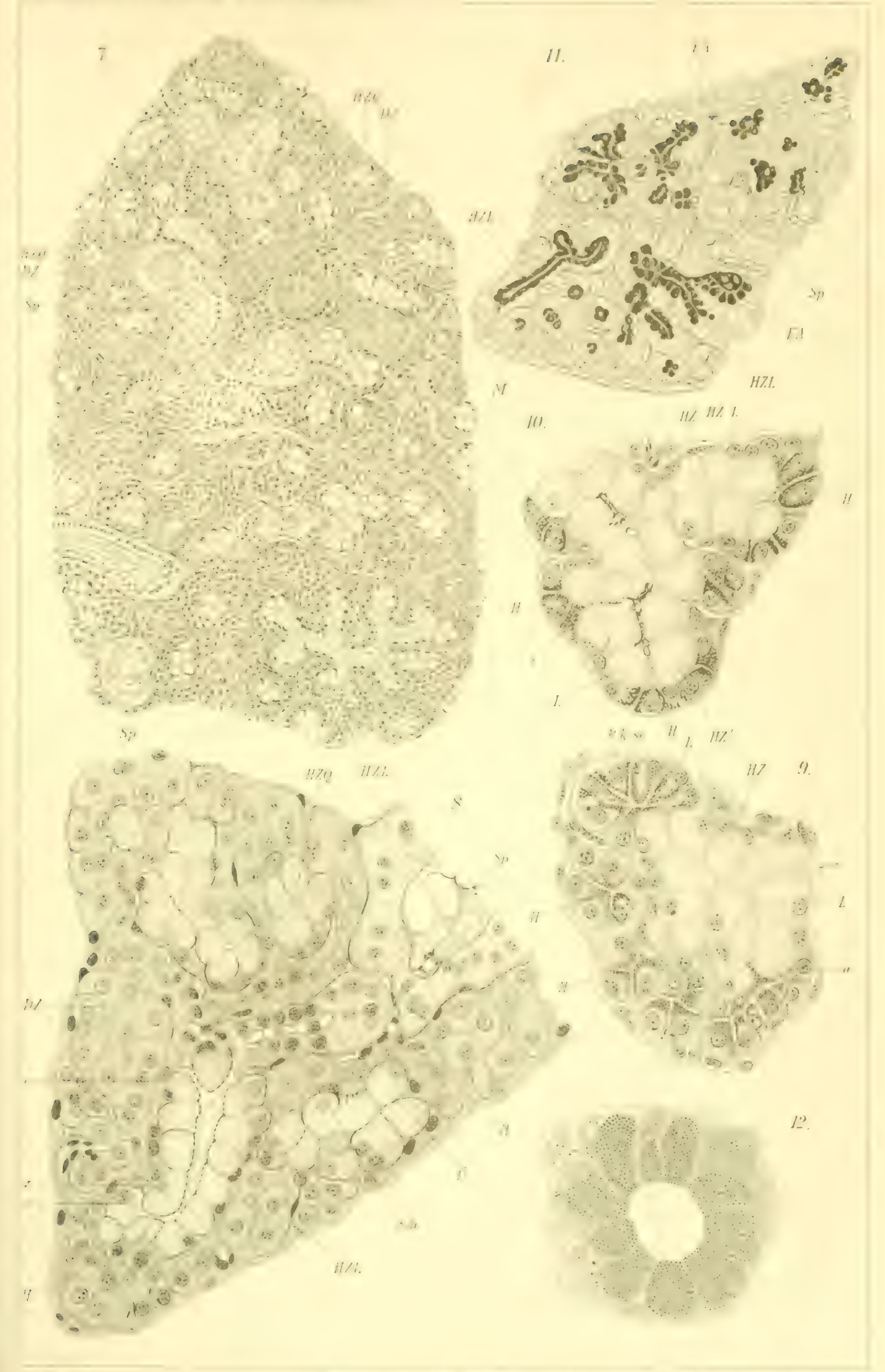







1.
AG
Sp
SA
SQ
SS
SH
SA
SE
SL
Sq
EH
5.
Sp
KS
SF
SA
AE
AQ
3
KI
KS
Sp
f
KI
2.
G
H
Sp
KS
A
4.
sf
k
r
mp
A
c
Sp
c
KS
EA
M
KS
sf
Sch
6.
Sp
SA
EH
HL
SH
SC
HT
DQ




7.
11.
10.
9.
8.
12.
HZL
Sp
M
H
L
HZ









Wilhelm Engelmann in Leipzig

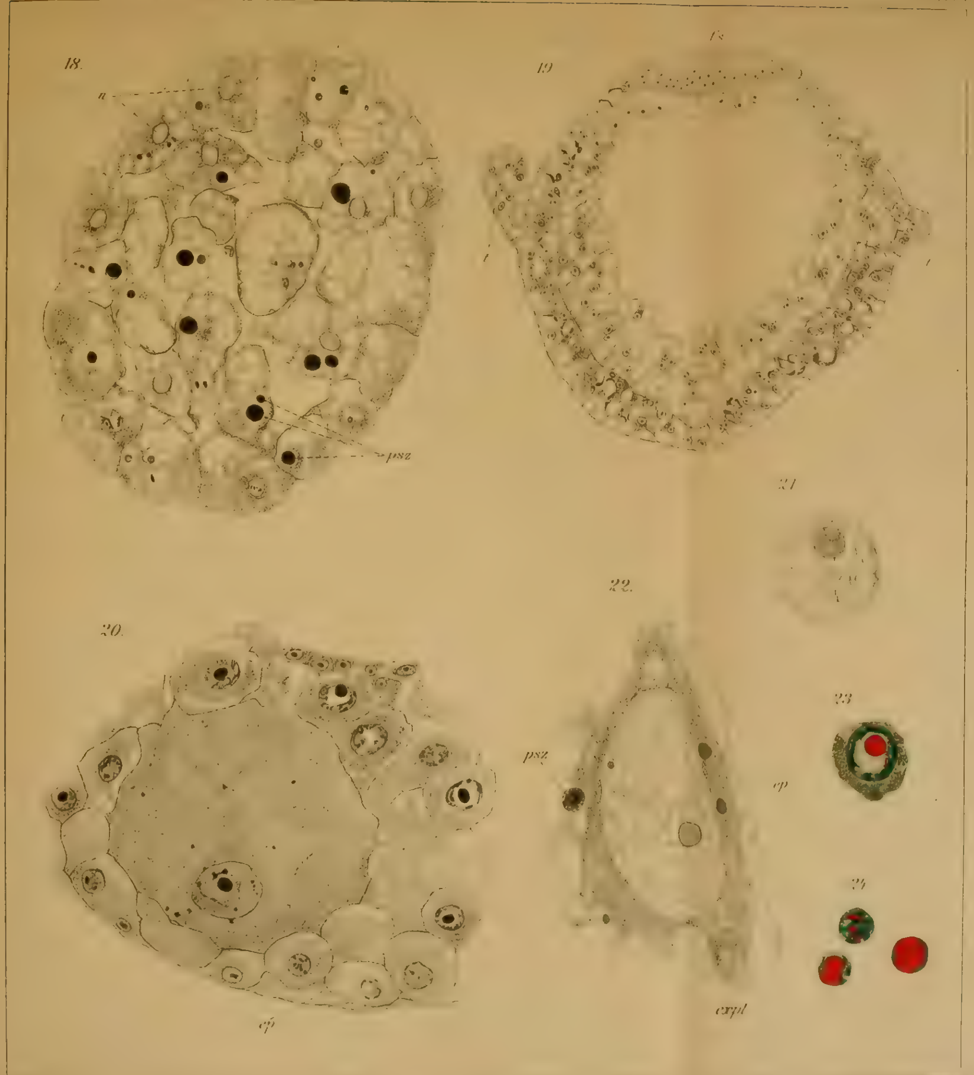







8.
st
ekt
rc
dz
ent
og
9a.
9b.
10.
nz
nz
ov
11.
nz
ov
ekt
oc
12.
kz
ekt
drz
ent
drz
14.
ps
st
ps
st
15.
oc
16.
psz
expl
ep
psz
13.
st
kbl
st
nz
17.
kk
ep
kk
rk
Wilhelm Engelmann




18.
n
psz
19
20.
ep
21
22.
psz
ep
expl
23
24







Wilhelm Engelmann








Fig. 1
a.h
Fig. 2.
p.p.
a. h.
Fig. 3.
p.p
a. h.
Fig. 4.
p.p
p.p
a.h
Fig. 5.
a. h
Fig. 6.
p.p
a. h.
Fig. 7.
a.h.
Fig. 8.
a. h.
Fig. 9.
a. h
Fig. 10.
a
Fig. 11.
a. h.
Fig. 12.
a.h.
a.
Fig. 13.
a.
a. h.
Fig. 14.
p.p.
p.p
a.
Fig. 15.
a. h.
Fig. 16.
a. h
Fig. 17
p.p
p.p
a. h.
Fig. 18 a.
a. h.
p.p.
b.
p.p
a
Fig. 19.
a. h.
Fig. 20.
a. h.
Fig. 21.
p.p
a. h
Fig. 22.
a. h
Fig. 23.
a. h
a
Fig. 24.
a. h.
a
Fig. 25.
a
a. h.
Fig. 26
n
p.p
a.h.
a.
Fig. 27
Fig. 28.
Fig. 29.
p.
p.p
e.k
a
p.p.





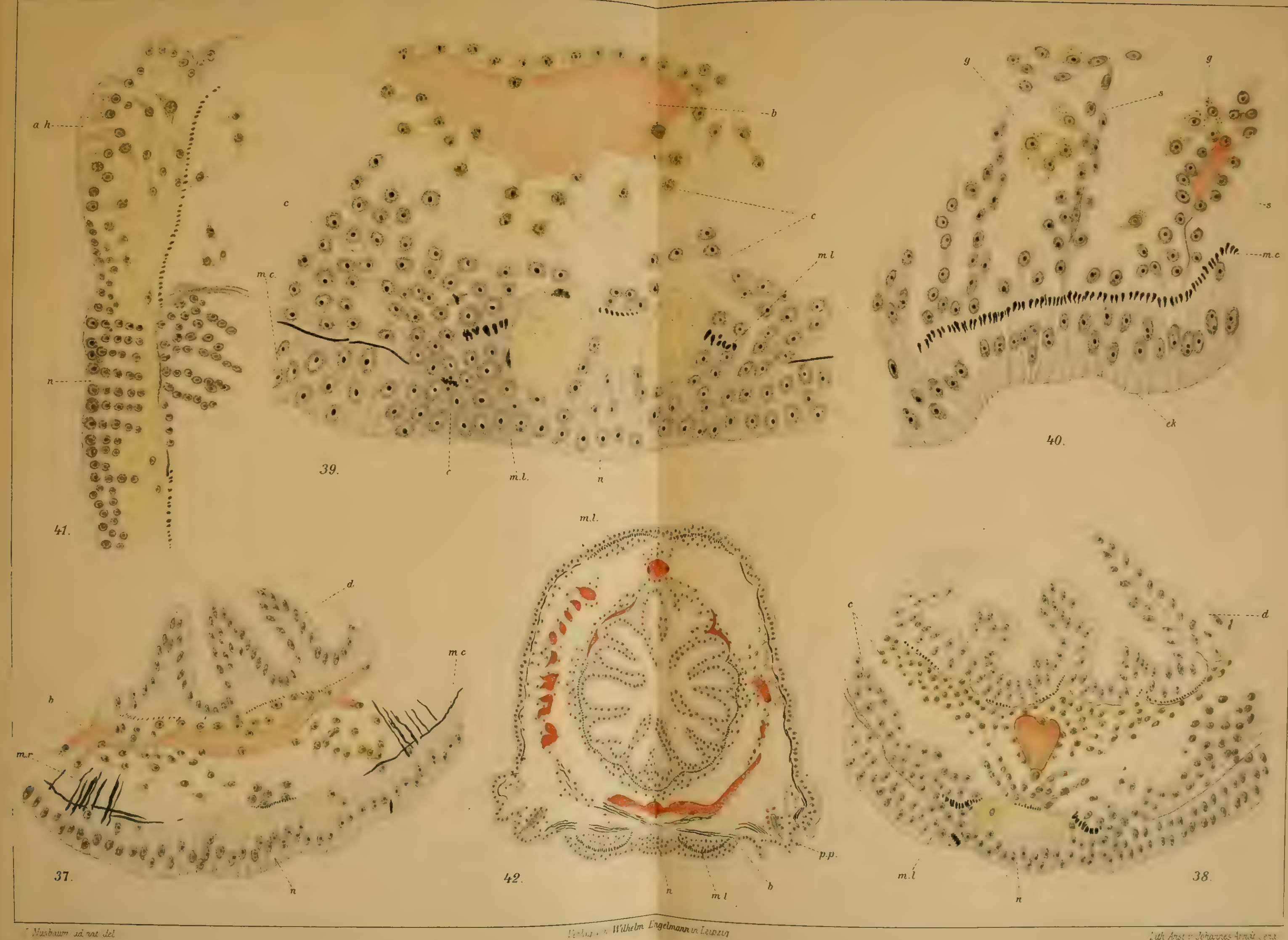



33.
m.c.
ek
d
s
a
36.
31.
p
b
ek
a.h
30.
pr
m.c.
m.r
32.
35
34.
c
a h









Nusbaum ad nat. del. Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig. Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.

















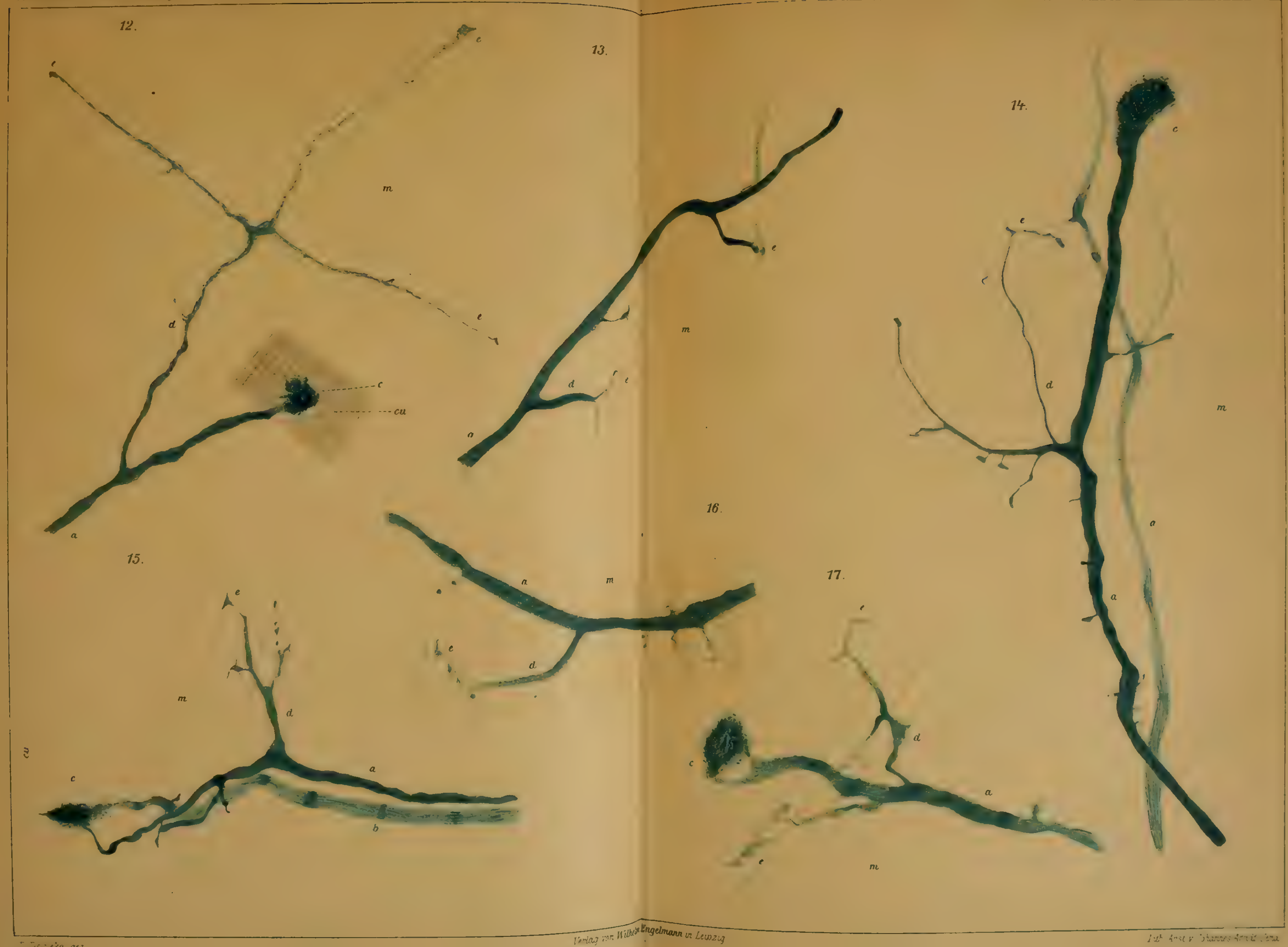




Wilhelm Engelmann






12.
13.
14.
15.
16.
17.
m
a
d
e
c
cu
b







18.

19.

20.

21.

22.

23.





24.

25.

26.

27.

28.

29.

30.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.







31.

32.

33.

34.

35.

36

37.







38.

39.

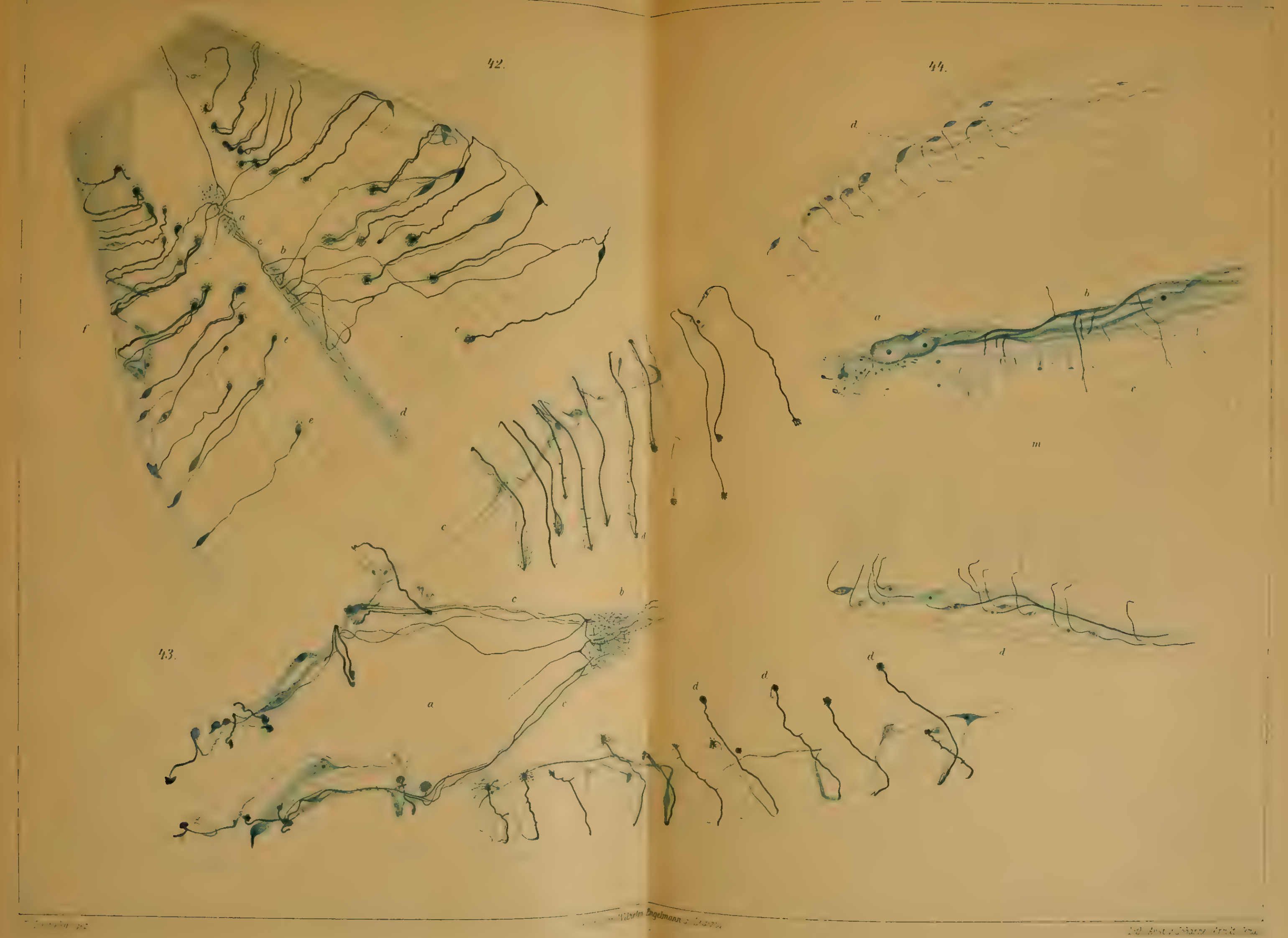
40.

41.



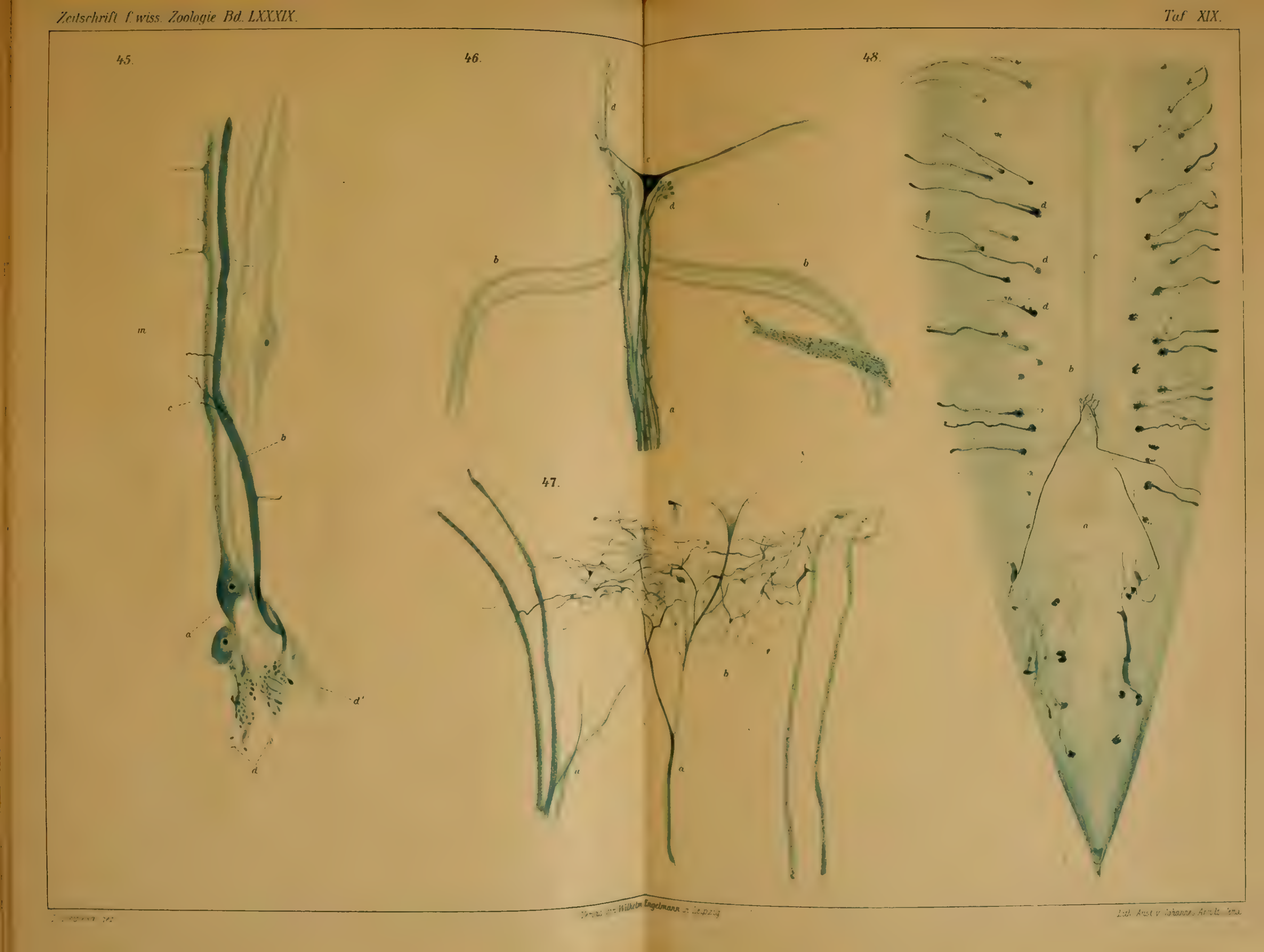





42.
44.
43.
a
b
c
d
e
f
m



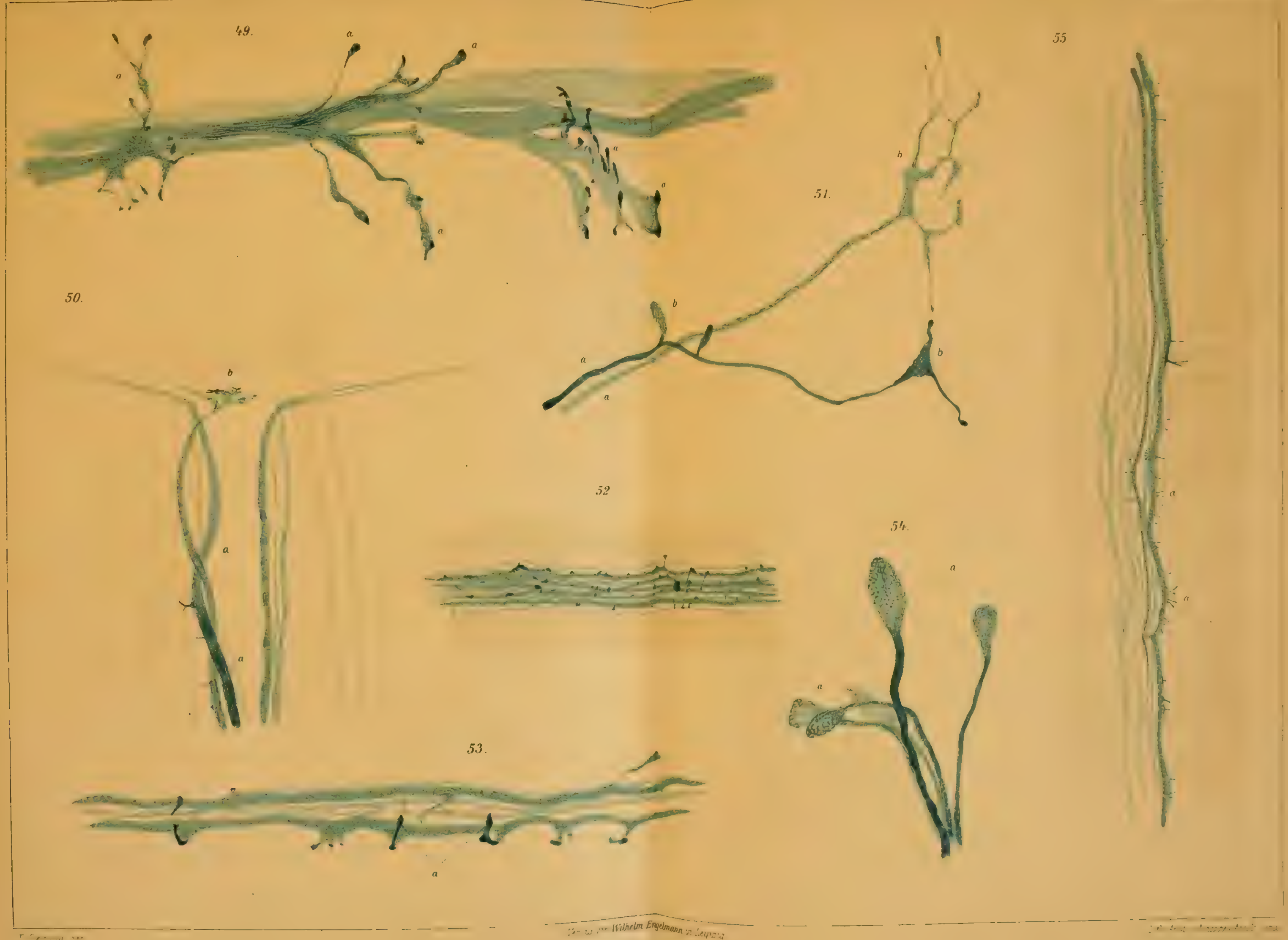



45.
46.
47.
48.
m
c
b
a
d
d'
b
c
d
a
b
a
d
c
b
a
Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig

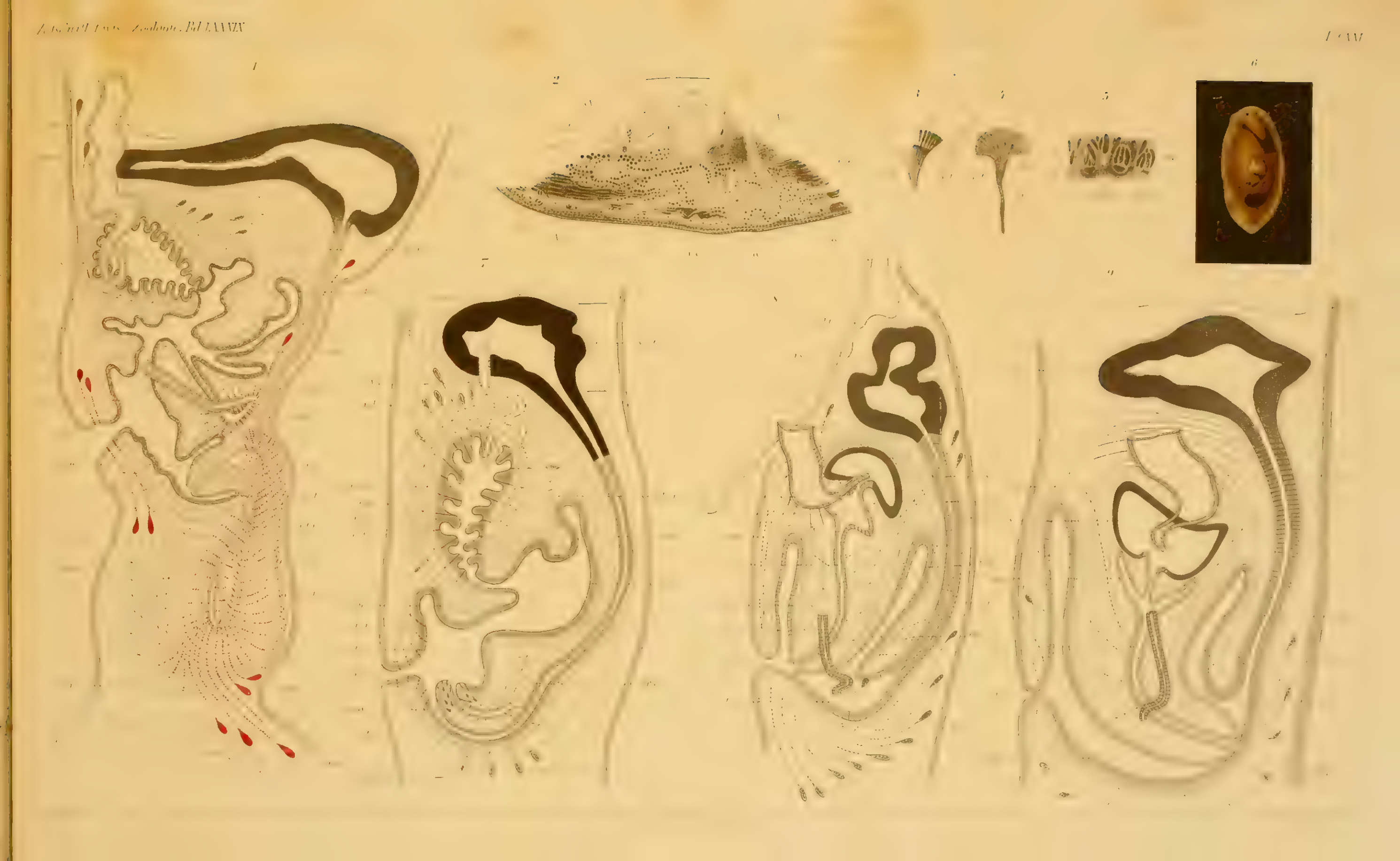




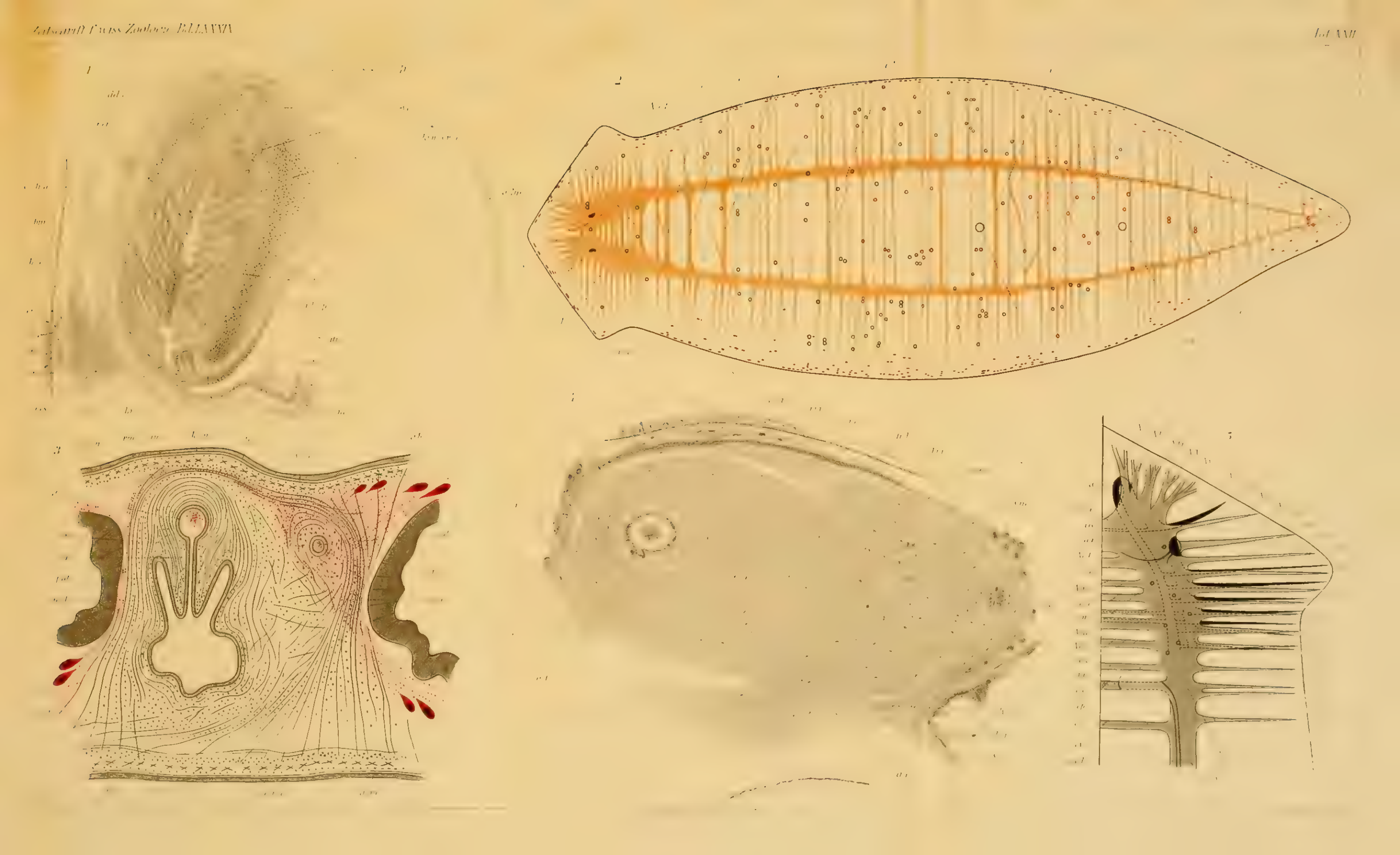



49.
a
a
a
a
a
a
50.
b
a
a
51.
b
b
b
a
a
52
53.
a
54.
a
a
55
a
a



























Wilhelm Engelmann in Leipzig





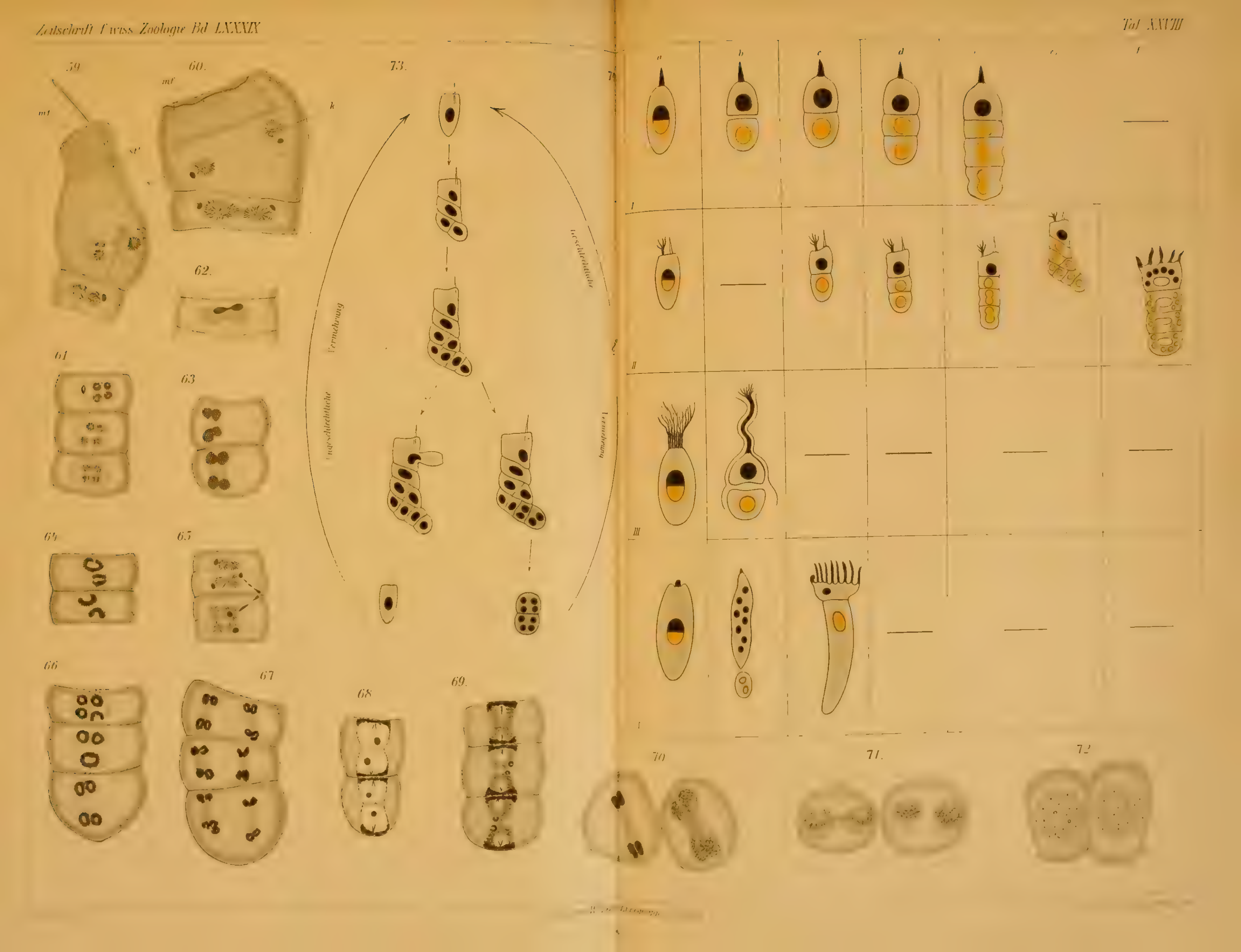



26
27.
28
29.
30
31.
32
33
34.
35.
36.
37.
38.
39
40.
41
42.
43.
44
45.
46
47
48.
49.
50
51.
52
53.
54.
55
56.
57.
58
a
b
c
sch
st
st'
m
k



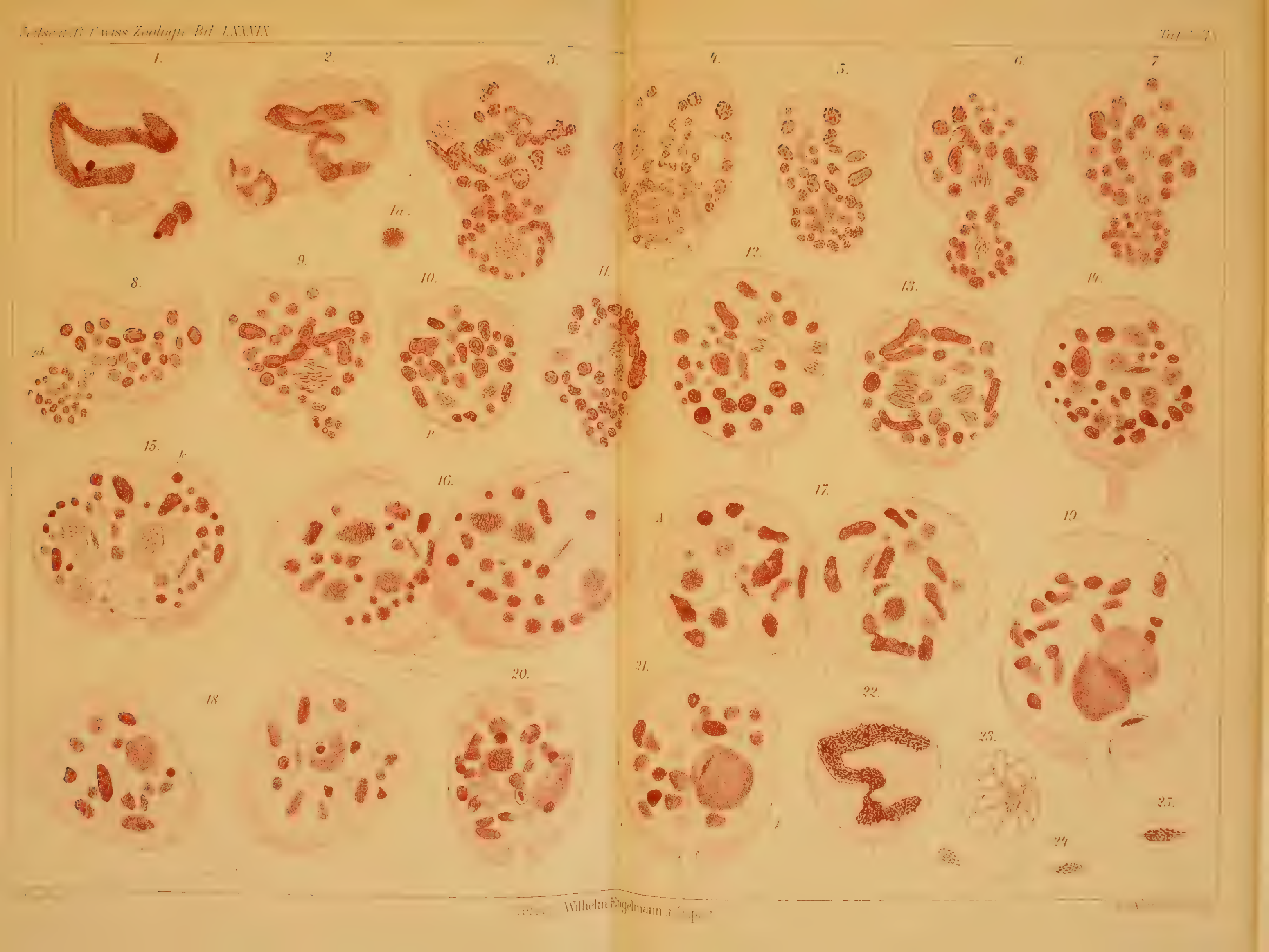





59.
60.
62.
61
63
64
65
66
67
68
69.
73.
70
71.
72
mf
k
a
b
c
d
f
I
II
III
Vermehrung
geschlechtliche
ungeschlechtliche



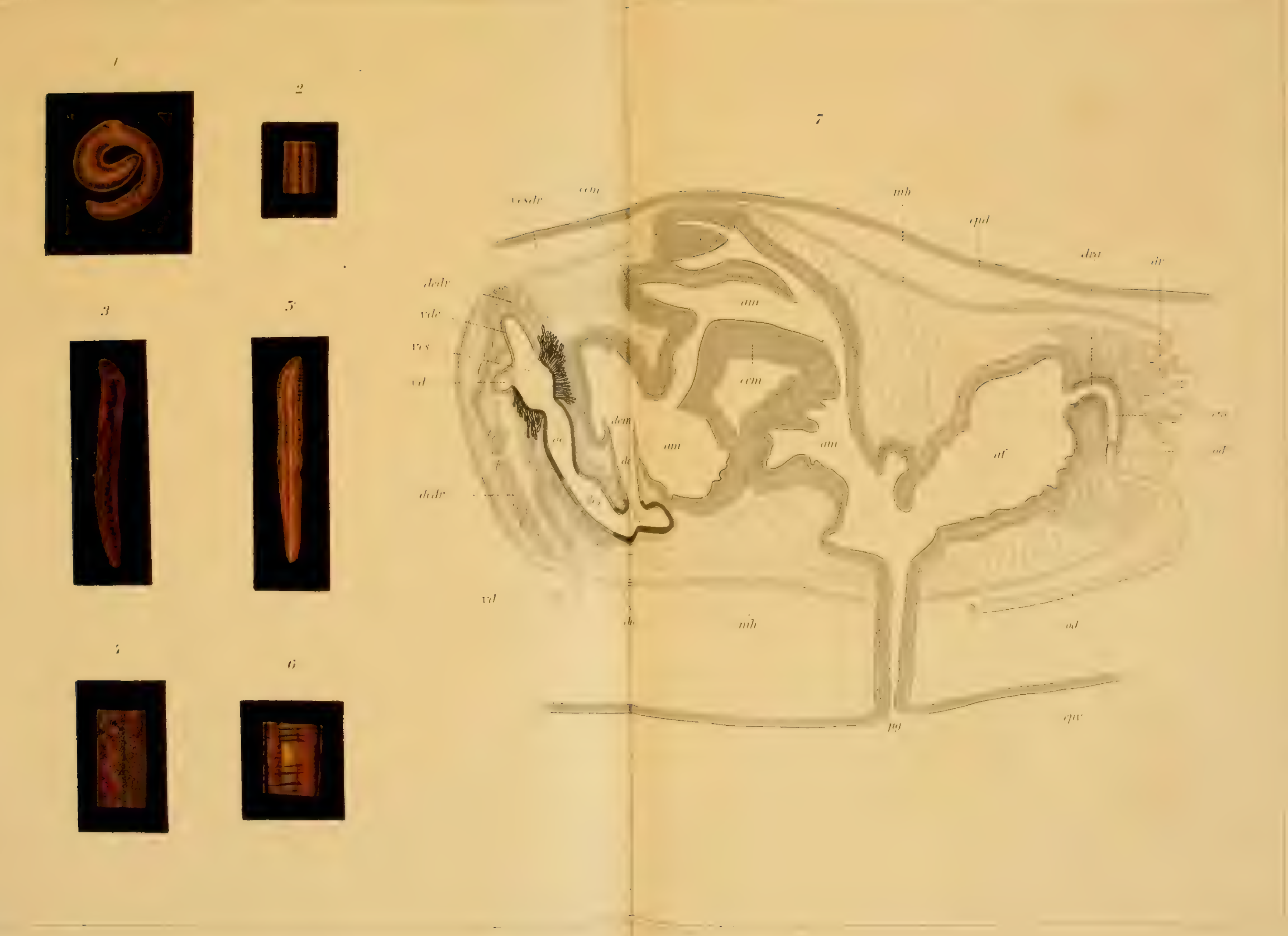



1.
2.
3.
4.
5.
6.
7
1a.
8.
9.
10.
11.
12.
13.
14.
15.
16.
17.
19.
18
20.
21.
22.
23.
24
25.

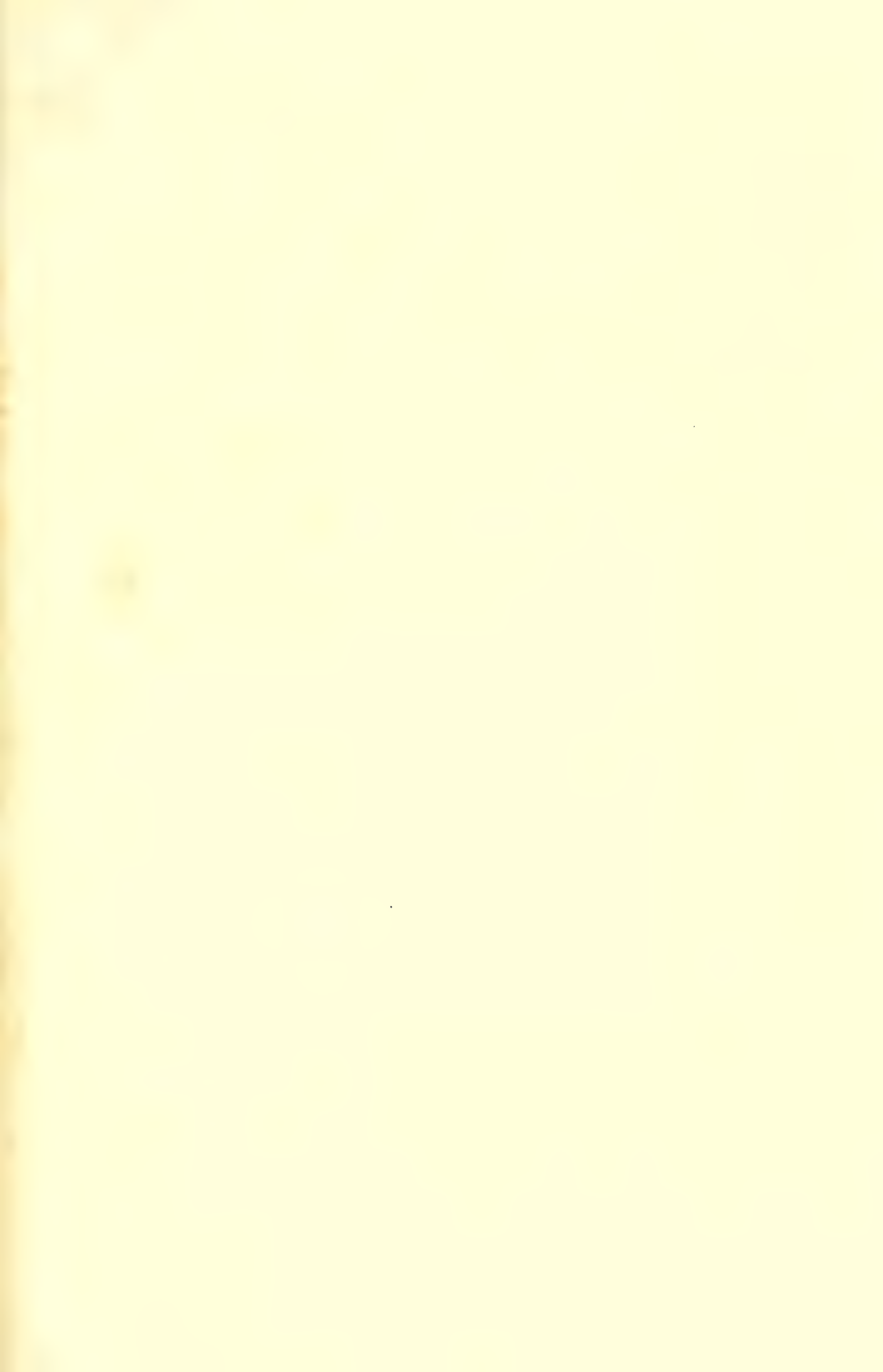






















Verlag v. Wilhelm Engelmann







Wilhelm Engelmann in Leipzig

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig





























